Beiträge zur Entwicklung des Vorderkopfes und der Mundregion von *Periplaneta americana* L.

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Ilsabe Rohrschneider
aus München

Oktober ~~1968~~
1967

1. Berichterstatter: Prof. Dr. A. Kaestner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 12. 12. 1967

Zool. Jb. Anat., Bd. 85, S. 537—578 (1968)

Beiträge zur Entwicklung des Vorderkopfes und der Mundregion von *Periplaneta americana*.[1])

Von Ilsabe Rohrschneider

Mit 36 Abbildungen

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 537
Material und Technik 538
Eigene Untersuchungen 539
Entwicklung des Keimstreifs in der Außenansicht bis zum Rückenschluß 539
Die Entstehung des Stomodäums und des Pharynx 541
Diskussion 544
Die Entwicklung der vorderen Kopfgliedmaßen 546
Die Entstehung des Hypopharynx 546
Das präorale Mesoderm 547
Diskussion 550
Die Entwicklung der Ganglien im Vorderkopf unter besonderer Berücksichtigung des Protocerebrums 552
Die Ausbildung des Neuropils und Neurilemms 554
Die Entwicklung des Zentralkörpers 554
Diskussion 555
Das Superlingualsegment 556
Zusammenfassung 557
Literatur 558

Einleitung

Die widersprüchlichen Angaben über die Zusammensetzung des präoralen Kopfabschnittes, darunter der Nachweis eines isoliert entstehenden präantennalen Ganglions, des sog. Prosocerebrums bei Krebsen und die Beobachtung zweier vor dem Antennencölom gelegenen Cölombläschen bei *Carausius* ließen eine neue Untersuchung des im Kopflappenbereich befindlichen Mesoderms und der Ganglienanlagen bei einem niederen, primitiven Insekt dringend notwendig erscheinen. Ferner sollte

1) Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

die Beziehung des Clypeolabrum zur Mund- und Pharynxbildung geklärt werden, da die Behauptung, daß die Antennen eine apical gerichtete Wanderung durchführen, fragwürdig erschien, zumal Bruckmoser bei *Orchesella* völlig andere Verhältnisse gefunden hatte. Zu den geplanten Untersuchungen sollte ein primitives, geflügeltes Insekt mit relativ einfacher Organisation des Kopfes herangezogen werden. Dazu war *Periplaneta americana* sehr geeignet, da diese Art folgende Vorteile bietet: Die Zucht bereitet keine großen Schwierigkeiten und die in die Oothek eingeschlossenen Eier sind ziemlich groß und so zahlreich, daß man eine lückenlose Folge von Entwicklungsstadien gewinnen kann, was für präzise ontogenetische Beobachtungen Voraussetzung ist.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. A. Kaestner für die Überlassung des Themas und für die vielfältige und freundliche Unterstützung, die er mir in jeder Hinsicht gewährt hat. Weiterhin möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. H. Autrum dafür danken, daß er mir in seinem Institut freundlicherweise einen Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt hat.

Material und Technik

Die Untersuchungen wurden an Keimstreifen von *Periplaneta americana* L. durchgeführt. Die Kokons stammen aus den langjährigen Zuchten des Münchner Zoologischen Institutes. Nähere Angaben über die Struktur des Kokons und das Anordnungsprinzip der Eier finden sich bei Beier (1961).

Ein Problem stellte anfangs die Gewinnung der Eier aus der hartschaligen Oothek dar. Da die Versuche, die Eier lebend aus dem Kokon zu lösen, daran scheiterten, daß der Dotter bei der geringsten Verletzung herausquoll, wurden sie im Kokon fixiert und erst dann vorsichtig herausgeschält. Als Fixierungsmittel erwies sich die Mischung von Bouin am günstigsten. Die Kokons wurden 2 Tage darin gelassen, nachdem jedes Ei, dessen Umrisse ja durch die schützende Oothek erkennbar sind, an der der Kopfregion abgewandten Seite angestochen worden war. Daraufhin ließen sich die Eier als Ganzes leicht herausnehmen. Zur Färbung der vom Dotter abpräparierten Keimstreifen in toto verwendete ich Weigerts Eisenhämatoxylin, das in kürzester Zeit eine klare Übersichtsfärbung ergibt (s. Bruckmoser 1965). Ältere Embryonen mit ausgebildeter Kutikula wurden mit Boraxkarmin gefärbt, da das Weigertsche Eisenhämatoxylin die Kutikula nicht durchdringt. Nach den Angaben von Bruckmoser betrachtete ich die Keime bei Auflicht, das von der Seite her die Keimstreifoberfläche fast waagerecht streifte. Die dazu verwendete Monla-Lampe ließ dann die Konturen des relativ dicken Keimstreifs hervortreten.

Zur Anfertigung von Schnittserien konnten wegen der unbedingt notwendigen genauen aber schwierigen Orientierung nur isolierte, vorgefärbte Keimstreifen verwendet werden. Das Schneiden ganzen Eier ist insofern von Nachteil, da schon beim Einbetten keine exakte Orientierung der Kopflappenregion der Keimstreifen möglich ist. Als Einbettungsmedium wurde fast ausschließlich Paraplast (Firma: Shandon Labortechnik, Frankfurt am Main) verwendet, das man wie Paraffin behandelt und das einwandfreie Serienschnitte von 6—8 μm Dicke ermöglicht. Es wurden Querschnitte (die Schnittrichtung steht dabei senkrecht zur Keimstreifoberfläche), Längsschnitte (Schnittrichtung parallel zur Längsachse des Keimstreifs) und Horizontalschnitte (Schnittrichtung parallel zur Keimstreifoberfläche) angefertigt. Als Färbemethoden wurden verwendet:

1. Hämalaun-Eosin-Färbung. Da jedoch die Kerne der oberflächlichen Zellschichten oft noch vom Einbetten her mit Eisenhämatoxylin nach Weigert gefärbt waren, wurde mit HCl-Alkohol differenziert, ehe mit Eosin gegengefärbt werden konnte.

2. Chrom-Hämatoxylin nach Bargmann. Dabei treten die Zellgrenzen sehr deutlich hervor.

3. Die Silberfärbung nach Blest eignete sich vorzüglich zur Darstellung der Neuropilem-Strukturen des Protocerebrums.

4. Die Silberfärbung nach Cajal, die zur Darstellung des Zentralkörpers dienen sollte, lieferte jedoch nur negative Resultate.

Eigene Untersuchungen

Die Entwicklung des Keimstreifs in der Außenansicht bis zum Rückenschluß

Stadium 1 (Abb. 1)

Der zunächst zungenförmige, ungegliederte Keimstreif liegt auf der Ventralseite nahe am Hinterpol des länglich-elliptischen Eies dem Dotter direkt auf. Gleichzeitig mit der Gliederung des Kopflappens streckt sich auch der Rumpfabschnitt in die Länge. Das Telson des nun T-förmigen Keimstreifs hat die Rundung des Eihinterpols erreicht. Dann setzt die Ausbildung der Extremitätenknospen ein, als sichtbares Kennzeichen der Segmentierung. Bei dem hier vorliegenden Stadium sind die Extremitäten des Kopfes, des Thorax sowie die des 1. Abdominalsegmentes als flache Extremitätenhöcker angelegt. Die in der Medianlinie des Keimstreifs aufgetretene Neuralrinne leitet die Bildung der Bauchganglienkette ein. Zwischen dem Kopflappen, der den Rumpfabschnitt an Breite übertrifft, ist median die Clypeolabralanlage entstanden, die sich zur Hälfte über die Stomodäalmulde geschoben hat. Hinter dem Kopflappen haben sich die Antennen aufgewölbt. Zwischen dem Hinterrand des Clypeolabrum und der Basis der Mandibelanlagen fällt ein anhangloses, ventrad gewölbtes Gebiet auf, das Prämandibularsternit.

Stadium 2 (Abb. 2)

Der flach auf dem Dotter liegende Keimstreif krümmt sich mit dem Telson um den Hinterpol des Eies herum auf dessen Dorsalseite. Die Extremitäten des Kopfes und des Thorax wachsen zapfenförmig aus. Der Keimstreif beginnt in die polypode Phase einzutreten. Am Caudalende bildet sich durch ektodermale Einstülpung das Proctodäum, die, wie gewöhnlich bei Insekten, später als die des Stomodäums erfolgt. Gleichzeitig erhebt sich der subterminale Teil des Telson wulstförmig und springt über die Keimstreifebene vor. An der äußerlich nicht sichtbaren Hinterseite des Wulstes liegt das Proctodäum. Im Kopfbereich sind inzwischen verschiedene Wachstumsvorgänge abgelaufen, die zu einer Verschmälerung des Protocephalon geführt haben. Die Seitenteile der Kopflappen biegen sich von nun an dorso-mediad um und leiten so die Bildung der Kopfkapsel ein. Gleichzeitig wölbt sich das Cly-

peolabrum knopfförmig auf und schiebt sich so über die Stomodäalmulde, daß diese der Außensicht entzogen wird. Die keulenförmigen Antennen bedecken mit ihren mediad gerichteten Spitzen das Prämandibularsternit.

Stadium 3 (Abb. 3)

Nach der Einstülpung des Proctodäums wächst die Länge des Abdomens und damit die Anzahl der Segmente und der knospenförmigen Extremitätenanlagen. Schließlich sind alle 11 Abdominalsegmente angelegt, von denen das 1.—10. deutliche Anhänge tragen. Dann tritt der Keimstreif — er hat nun seine maximale Länge erreicht — in die Blastokinese ein. Diese ist bei *Periplaneta* jedoch nur schwach ausgebildet; im Grunde genommen nur in einer Caudalkrümmung des Keimstreifs angedeutet, wie sie auf Abb. 3 dargestellt ist. Dabei werden sukzessiv die letzten, mit Anhängen versehenen Abdominalsternite ventro-apicad eingeschlagen. Am letzten Sternit entstehen die paarigen Cerci, die echte Extremitäten des 10. Abdominalsegmentes sind. Die nunmehr zu Röhren ausgewachsenen, medio-caudad gekrümmten Thoraxextremitäten lassen nur ein durch Einkerbung angedeutetes Basalglied erkennen. Von den Abdominalextremitäten sind die des 1. Segmentes, die sog. Pleuropodien, birnenförmig und besonders kräftig. Bei viviparen Blattiden mit dotterarmen Eiern sind sie viel stärker entwickelt und dienen der Ernährung des Embryos. Der Vorderkopf wölbt sich durch die entstehenden Ganglienanlagen ventrad auf, wobei die oberflächlichen Furchen verschwinden. Da dabei auch der apicale Rand des Keimstreifs dorso-caudad umbiegt, verkürzt sich das Protocephalon. Während sich das rundliche Clypeolabrum caudad schiebt, scheinen die länglich-ovalen Mandibeln mit ihrem Sternit apicad zu wandern. In Wirklichkeit aber „verschwindet" das davor liegende Prämandibularsternit. Zwischen den Mandibeln sind paarige Höcker aufgetreten. Die Maxillen sind 3lappig geworden, wobei die laterad abgegliederten Taster nach hinten gerichtet sind. Zu diesem Zeitpunkt setzt die Verschiebung der zweiten Maxillen zur Mitte ein, wobei deren Basen miteinander verschmelzen.

Stadium 4 (Abb. 4)

Abb. 4 zeigt einen Keimstreif in Seitenansicht, um die Verschiebungen der Extremitäten gegeneinander darzustellen, die aus der Blastokinese resultieren. Man muß sich vorstellen, daß sich der Keimstreif dem Hinterpol des Eies anschmiegt, also eine Phase maximaler Krümmung während der Blastokinese erreicht hat. Der Keimstreif beginnt nun zum Vorderpol des Eies zu wandern. Dabei knickt der Kopf zunächst mit seinen Anhängen etwas gegen den Thorax mit den caudad gekrümmten Extremitäten ab. Das führt zu einer vorübergehenden Entfernung der Kopf- und Thoraxanhänge voneinander. An den Thoraxextremitäten tritt durch Einschnitte die Gliederung des zukünftigen Schreitbeines hervor. Schon im Stadium maximaler

Krümmung setzt der Rückenschluß ein, der, am Telson beginnend, apicad fortschreitet. Im Kopfbereich wie im Rumpfabschnitt hat die Ausbildung der Seitenplatten eingesetzt. Die Tergitanlagen der Kieferextremitäten sind, was hier jedoch nicht sichtbar ist, mit den dorsal liegenden Seitenteilen des Kopflappens verschmolzen. Von den Kieferextremitäten sind die zapfenförmigen Mandibeln und die Taster der Maxillen sichtbar. Das Labium wandert weiter mediad.

Stadium 5 (Abb. 5)

Auf das Stadium maximaler Krümmung und Verkürzung folgt nun die Streckungsphase, bei der der Embryo weiterhin an der Ventralseite des Eies zu dessen Vorderpol entlanggleitet. Durch die Ausbildung der Seitenplatten, die um den Dotter seitlich herumwachsen und medial miteinander verschmelzen, kommt der Rückenschluß zustande, wobei der Embryo eine zylindrische Gestalt gewinnt. Der Kopf erscheint jetzt im Vergleich zu den anderen Tagmata klein. Thorax und Abdomen dagegen sind durch den eingeschlossenen Dottervorrat, welcher der weiteren Ernährung des Embryos dienen soll, unverhältnismäßig groß. Das ist vielleicht auch die Ursache dafür, daß sich die anfänglich flachen Abdominalsternite ausbauchen. Die ventrad eingeklappten letzten Segmente werden schließlich gestreckt.

Die Entstehung des Stomodäums und des Pharynx

Die Bildung des Stomodäums als Mulde setzt schon beim sich apicad verbreiternden Keimstreif ein. In der Mitte seines vorderen Abschnittes, der das spätere Protocephalon darstellt, deutet sich eine flache, sehr weite Mulde an. Sie grenzt laterad an rundliche Wölbungen, die Antennenanlagen, und geht caudad über in 2 im Streiflicht kaum wahrnehmbare Höcker, die Mandibelanlagen. Diese schließen, wie aus Schnittbildern ersichtlich ist, zwischen sich eine mediane Rinne ein, so daß die beschriebene Mulde nach hinten in einen kurzen, schmalen Schlitz ausläuft. Auf dieser Entwicklungsstufe ist ein prämandibulares Sternit noch nicht angelegt. Die flachen Ektodermstrukturen sind am Totalpräparat selbst bei günstigster Streiflichteinstellung nur schwer zu erkennen. Meine Beobachtungen sind daher nicht genügend gesichert, so daß ich von diesem Stadium keine Zeichnungen angefertigt habe. Die Stomodäalmulde grenzt vorn an den medianen Teil des Kopflappens, aus dem die Clypeolabralanlage hervorgeht. Sie nimmt ungefähr das mittlere Drittel der Kopflappen ein, hat die Form eines umgekehrten Dreiecks und läßt sich histologisch durch dichtere Zellanordnung vom umgebenden Kopflappenektoderm unterscheiden. Die Spitze des Dreiecks geht über in die sich im Zentrum der Mulde ausbildende Stomodäaldelle (Abb. 6). Es sei besonders darauf hingewiesen, daß auf dieser Entwicklungsstufe an der Clypeolabralanlage keine Höcker oder sonstige Aufwölbungen auftreten, die auf eine paarige Anlage des Clypeolabrums hindeuten würden (vgl.

Smreczynski 1932, Bruckmoser 1965). Das Clypeolabrum ist bei *Periplaneta* also unpaaren Ursprungs, wie es allgemein für die Blattiden angegeben wird (Cholodkowski 1891, Riley 1904, Wheeler 1889).

Bei dem nun einsetzenden Invaginationsprozeß, der zur Vertiefung der Stomodäaldelle und letztlich zur Ausbildung des Stomodäums führt, wird das Zellmaterial der Mulde sowie die Spitze der Clypeolabralanlage in die schon vorgebildete Einsenkung mit einbezogen. Während der Einstülpung des Stomodäums biegt sich auch die Spitze der Clypeolabralanlage in dieses hinein und begrenzt es apical. Gleichzeitig setzt sich die Clypeolabralanlage durch Furchen, die parallel zur Keimstreiflängsachse verlaufen, von den Kopflappen ab. Die rundliche Stomodäalöffnung liegt an den Basen der sich distal aufwölbenden Antennenanlagen.

Die Beziehungen zwischen der ausgebildeten Stomodäalöffnung und dem Clypeolabrum setzen ein mit dem schon geschilderten Auslaufen der dreieckigen Clypeolabralanlage in die Delle (Abb. 7). An der so entstandenen breiten, massiven Spitze der Clypeolabralanlage tritt ein Paar nur schwach sichtbare rundliche Wölbungen auf, in deren Bereich die Zellkerne dichter liegen, was durch die angewendete Färbung stark hervortritt. Sie stellen Zonen reger Zellteilungen dar, zwischen denen ein Wulst liegt. Diese Proliferationszentren sind maßgeblich an der weiteren Ausbildung der Clypeolabralanlage beteiligt, die folgendermaßen verläuft: Zunächst kippt die Clypeolabralanlage, die sich caudad verlängert, langsam über die Stomodäalöffnung. Sie schiebt sich jedoch über diese nicht einfach als freie zungenförmige Hautduplikatur hinweg. Vielmehr verwächst das Epithel ihres Seitenrandes, das seitlich unmittelbar an das Stomodäum grenzt, kontinuierlich mit dessen Rand, so daß schließlich die weite Öffnung auf einen mondsichelförmigen Porus eingeengt wird. Das Clypeolabrum hebt sich nun aus der Keimstreifebene heraus und wird rundlich-knopfförmig. Es überdeckt jetzt die Stomodäaleinsenkung, so daß diese von außen nicht mehr sichtbar ist.

Aus dem bis jetzt geschilderten Prozeß geht hervor, daß das Clypeolabrum keineswegs eine einfache Hautduplikatur ist, die „wie eine Schürze" über das Stomodäum herabhängt (Cholodkowski 1891), sondern seine Entwicklung kompliziert sich erheblich dadurch, daß es lateral mit dem Seitenrand des Stomodäums verwächst. Wie aus den Abb. 8 und 9 ersichtlich, treten am caudalen Rand der Stomodäaleinsenkung paarige, dreieckige Höcker auf, die antero-laterad an die Antennenbasen angrenzen und zwischen sich eine mediane Rinne einschließen, welche in den Stomodäumeingang einmündet. Rinne und Höcker stellen den apicalen Teil des Prämandibularsternits dar, das bisher äußerst kurz war und sich nunmehr ausdehnt. Dabei rücken die Mandibelhöcker von den Antennenanlagen fort, und zwar nach hinten.

Am Prämandibularsternit werden niemals Extremitäten oder auch nur deren Rudimente angelegt. Im Stadium 1 ist es, wie Querschnitte zeigen, in seinem ventrad aufgewölbten Mittelteil mehrschichtig, flacht sich nach dem Rande zu ab und läuft

in das dünnhäutige Amnion aus. Es läßt sich weder gegen das Antennen-, noch gegen das dahinter liegende Mandibelsegment klar abgrenzen, da eine Intersegmentalfurche erst nach Abschluß der Pharynxbildung vor dem Mandibelmetamer in Erscheinung tritt. Wichtig sind die an seinem apicalen Rand ablaufenden Prozesse: Der Anfang der Pharynxbildung, der mit den Verformungen am apicalen Teil des Prämandibularsternits, die in Ausnahmefällen auch das ganze Sternit erfassen können, einsetzt. Die Abb. 9 stellt einen Schrägblick vom Hinterrand des Gnathocephalon in die halbmondförmige Stomodäalöffnung dar, die apical von dem knopfförmigen Clypeolabrum überdeckt wird und die sich caudad in eine Rinne fortsetzt. Abb. 10 zeigt das in der Seitenansicht. Es bilden sich auf der ganzen Länge des Prämandibularsternits paarige Längswülste aus, die zwischen sich eine mediane Rinne einschließen. Durch eine paarige Aufwölbung im apicalen Abschnitt des Prämandibularsternits, die sich kontinuierlich über das ganze Sternit fortsetzt, wird dieses schließlich gegen das folgende Mandibelsegment ventro-apicad abgebogen. Die mediane Rinne dagegen biegt sich allmählich dorsad um. Mit ihren aufgewölbten Rändern tritt nun das Clypeolabrum in Verbindung. Durch die Tätigkeit der lateralen Proliferationszentren wächst das Clypeolabrum ventro-caudad, schräg aus der Keimstreifebene heraus und ragt dadurch zunächst in stumpfem Winkel ventrad. In dem Maße, wie sich seine Spitze verlängert, verschmelzen seine apicalen Seitenränder kontinuierlich mit dem aufgewölbten paarigen Wulst des Prämandibularsternits. Betont sei, daß, wie der Querschnitt (Abb. 11b) zeigt, dabei die Vorder- und die Hinterwand des Clypeolabrums nahtlos in das angrenzende Gewebe der Rinne übergehen. Auf diese Weise wird das ganze Prämandibularsternit bzw. seine mediane Rinne in ganzer Länge von der Hinterwand des Clypeolabrums überdeckt. Beide Teile verschmelzen zu dem röhrenförmigen Pharynx, dessen Dach aus dem Clypeolabrum, dessen Boden aus der Rinne des Prämandibularsternits gebildet wird. Es war mir nicht möglich festzustellen, ob das Längenwachstum des Clypeolabrums dadurch zustande kommt, daß die beiden Proliferationszentren seine Spitze einfach verlängern, oder ob hier tangential Zellen in Richtung der Clypeolabralbasis abgegeben werden. Die Vorderseite des Clypeolabrums ist fast eben, seine Unterseite hingegen ist nahe der Spitze median konvex vorgebuchtet. Dieser Wulst bleibt aber nur subterminal erhalten; in einigem Abstand von der ständig weiterwachsenden Spitze verflacht er sich. Demgemäß finden wir ihn nur direkt hinter der Pharynxöffnung, deren Querschnitt halbmondförmig erscheint. Die wulstförmige Verdickung wandert also beim Längenwachstum des Clypeolabrums über die ganze Länge des Prämandibularsternits hinweg.

Die nach Abschluß des Wachstums des Clypeolabrums am Pharynxeingang vorliegenden Verhältnisse veranschaulicht Abb. 12: Die tunnelförmige Clypeolabralbasis, deren Oberseite nahtlos mit dem umgebenden Kopfectoderm verbunden ist, zieht sich bis zum apicalen Rand des Mandibularsternits hinab, wo sie seitlich am Hypo-

pharynx verwachsen ist. Der schlitzförmige Pharynxeingang, der dem definitiven Mund entspricht, wird von dem an der Clypeolabralhinterwand verlaufenden medianen Wulst überdacht.

Abb. 10 zeigt in der Seitenansicht die Rinnenbildung, die auf der ganzen Länge des Prämandibularsternits auftritt. Nur im vordersten Teil wird sie im vorliegenden Stadium vom Clypeolabrum überdacht. Der abgebildete Keimstreif stellt jedoch eine Ausnahme dar, denn nicht bei allen Embryonen beginnt die Rinnenbildung vor der Überwachsung durch das Clypeolabrum. Gewöhnlich läßt sich nämlich nur beobachten, daß der nicht vom Clypeolabrum überwachsene Teil des Prämandibularsternits immer kürzer wird. Dabei schiebt sich die Pharynxöffnung ständig weiter; sie entfernt sich also von der Antennenbasis, was von den älteren Embryologen als eine zum Kopflappen gerichtete Wanderung der Antennen aufgefaßt worden war. Diese allgemein verbreitete Ansicht entspricht aber durchaus nicht den Tatsachen. Sie ist sicherlich dadurch zustande gekommen, daß in der Nähe der Antennen kein oberflächlicher Fixpunkt vorhanden ist. Meine Untersuchungen haben mir aber gezeigt, daß die Stomodäumeinsenkung ihre Lage nicht ändert und die Antennen im gleichen Niveau mit ihr verbleiben. Nur der der Stomodäalöffnung durch das Wachstum vorgelagerte Pharnyx schiebt sich mit seiner Mündung caudad, so daß die Antennen zwar vor den Mund zu liegen kommen, nicht aber vor die Stomodäalöffnung, neben der sie verharren.

Diskussion

Vergleich mit anderen Landarthropoden

Auf Grund der Abhandlungen von Autoren, die bei verschiedenen pterygoten Insekten Beobachtungen angestellt haben, wobei bedauerlicherweise nur sehr wenige, altersmäßig weit auseinanderliegende Entwicklungsstadien herangezogen wurden — eine solche Untersuchung mußte lückenhaft bleiben — schienen an der Bildung des Pharynx folgende Prozesse beteiligt zu sein:

a) Das Stomodäum verlängert sich dorso-anad in den Dotter hinein.

b) Das Clypeolabrum schiebt sich über die Stomodäalöffnung.

Nicht beobachtet wurde, sicherlich wegen fehlender Zwischenstadien, die große Länge des Clypeolabrums, weil übersehen wurde, daß das Prämandibularsternit jeweils von dem vorwachsenden Clypeolabrum überdeckt wird und mit diesem nahtlos verschmilzt. Das wiederum führte dazu, daß man den Pharynxeingang mit dem Stomodäum für identisch oder fast identisch hielt. Die Vorschaltung des Pharynx vor die primäre Einsenkungsöffnung des Stomodäums und die damit verbundene Rückwärtsverlagerung der Vorderdarmöffnung hatte man nicht erkannt und deshalb die präorale Lage der Antennen auf eine Wanderung derselben gegen den Vorderrand der Keimscheibe hin zurückgeführt.

Die erste einwandfreie und mit meinen Beobachtungen übereinstimmende Schilderung der Pharynxbildung legte Bruckmoser 1965 vor. Bei seinen Untersuchungen über den Kopfbau von *Orchesella* stellte er fest, daß an der Ausbildung des definitiven Mundes hauptsächlich das Clypeolabrum und das Prämandibularsternit beteiligt sind, die unmittelbar miteinander zum röhrenförmigen Pharynx verschmelzen. Wie sich nun bei der Embryogenese von *Periplaneta* gezeigt hat, stellt diese Art der Pharynxbildung nicht etwa einen Ausnahmefall dar, der nur für apterygote Insekten Gültigkeit hat. Vielmehr läßt sich, wie die vorhergegangene Schilderung zeigt, bei *Periplaneta* als einem Vertreter eines primitiven, geflügelten Insekts eine ganz ähnlich verlaufende Mundentwicklung beobachten. Zum Vergleich möge Bruckmosers Abb. 20b mit meiner Abb. 12 herangezogen werden. Es wird dabei deutlich, daß hier wie dort eine tunnelförmige Clypeolabralvorderwand gebildet wird, die lateral nahtlos in das Gewebe des angrenzenden Kopfsternits übergeht. Weiterhin findet man bei *Orchesella* und *Periplaneta* eine übereinstimmende Bildung des Pharynxdaches aus dem medianen Wulst der Clypeolabralhinterwand. Auf Grund dieser, bei den beiden Vertretern verschiedener Insektengruppen gefundenen Ähnlichkeiten in der Anlage des Mundes darf man wohl annehmen, das der Pharynx grundsätzlich bei allen Insekten auf diese Weise zustande kommt, zumal die vorhandenen Abbildungen das nahelegen.

Unter den wenigen embryologischen Untersuchungen an Cheliceraten soll auf die bisher in diesem Zusammenhang fast unbekannte Arbeit über *Limulus* (Kingsley 1882) hingewiesen werden. Hier wird erstmalig darauf aufmerksam gemacht, daß Stomodäum und definitiver Mund nicht identisch sind, sondern daß letzterer durch einen ähnlichen Vorgang, wie ich ihn bei *Periplaneta* beschrieben habe, hinter dem 1. Extremitätenpaar entsteht.

Auch unter den Arachniden konnte — bei dem Geißelskorpion *Telyphonus* (Kaestner 1949) — unter Benützung eines äußeren Fixpunktes der Nachweis erbracht werden, daß eine Rückverlagerung des Mundes erfolgt, wobei die Cheliceren an Ort und Stelle verharren.

Diese Ergbnisse zeigen, daß grundlegende Ähnlichkeiten in der Mundbildung der Cheliceraten und niederen Insekten vorhanden sind.

Daß die zahlreichen anderen Autoren die eigentliche Mund- und Pharynxbildung nicht entsprechend schildern, liegt wohl daran, daß das Prämandibularsternit nicht durch Intersegmentalfurchen abgegrenzt und außerdem bei Auswachsen der Extremitäten von den Antennen weitgehend verdeckt wird. So konnte es leicht der Beobachtung entgehen oder für bedeutungslos gehalten werden. Sogar ein so scharfer Beobachter wie Tiegs (1940) erkannte zwar bei der Symphyle *Hanseniella*, daß das Prämandibularsternit von der Oberfläche des Keimes verschwindet. Er trieb aber seine Analysen nicht so weit, daß er die Bildung der Präoralhöhle klar von der des Pharynx unterscheiden konnte.

Die Entwicklung der vorderen Kopfgliedmaßen

a) Die Antennen

Die Antennen gliedern sich von den lateralen Höckern des Antennensegmentes im Zuge der Ganglienentwicklung distal ab. Sie verlängern sich durch teloblastisches Wachstum und liegen dann, keulenförmig, die Spitze mediad gerichtet, dem Prämandibularsternit auf (Abb. 2, Abb. 13). Im weiteren Verlauf schieben sich die zylindrischen Antennen kontinuierlich die Medianfelder der Kiefersegmente entlang und zwischen den Thoraxextremitäten hindurch caudad (Abb. 14). Nun setzt, von der Spitze her beginnend, die Gliederung ein. Gleichzeitig hebt sich das Basalglied der Antennen, der Scapus, vom übrigen Kopfectoderm ab (Abb. 15). Während der Rückenschluß erfolgt, geht die endgültige Differenzierung als Geißelantenne vor sich.

b) Die Mandibel

Die Differenzierung der Kiefersegmente und ihrer Extremitäten setzt erst ein, wenn die Pharynxbildung im wesentlichen abgeschlossen ist und die Ausgestaltung der Präoralhöhle beginnt. Die Mandibel, die bisher lediglich eine fingerhutförmige Ausstülpung des Ectoderms darstellte, bildet jetzt eine medial gerichtete Ausbuchtung aus, die direkt hinter die Mundöffnung zu liegen kommt. Da sich das Prämandibularsternit aus der Keimstreifebene dorsad in den Kopf hineinbiegt, verringert sich der Abstand zwischen Mandibel und Antenne, so daß beide schließlich dicht hintereinander liegen. Dabei hat sich die Mandibel von vorn nach hinten abgeflacht und ist caudad gekippt.

Aus dieser völlig im Gegensatz zur Bildung der Beine stehenden Entwicklung geht klar hervor, daß die Mandibelanlage keinerlei distale Glieder hervorbringt. Die medial gerichtete Ausbuchtung stellt zweifellos einen Enditen dar, zumal er subterminal angelegt wird (Abb. 16). Aus diesem Grunde kann ich der Behauptung von Manton (1964) nicht beipflichten, die Embryonalentwicklung zeige, daß die Mandibel der Insekten einem vollständigen Bein entspräche und ihre Spitze dem Endglied einer Extremität. Ich vermag vielmehr keinen grundlegenden Unterschied zwischen der Entwicklung der Mandibel bei *Periplaneta* und derjenigen der Assel *Ligia* zu finden.

Die Entstehung des Hypopharynx

Der Hypopharynx der Insekten geht aus den medianen Teilen der Kiefersternite hervor. Seine zungenförmige Gestalt erhält er durch die Verschiebungen der Segmente des Gnathocephalons und deren Anhänge. Die Frage, wieviele Segmente an der Bildung des Hypopharynx teilhaben, ist bis jetzt noch nicht einwandfrei geklärt worden. Das liegt offensichtlich daran,

1. daß die Ausbildung des Hypopharynx sehr rasch verläuft; das macht eine genaue Beobachtung vieler Stadien erforderlich,
2. daß die, die Kiefermetamere trennenden Intersegmentalfurchen sehr früh verschwinden, so daß die Segmentzugehörigkeit der einzelnen Hypopharynxabschnitte schwer erkennbar ist.

Bei *Periplaneta* verläuft die Hypopharynxbildung wie folgt: Noch ehe die Bildung des Pharynx abgeschlossen ist, entwickelt sich seine Anlage auf dem Mandibelsternit in Gestalt paariger Höcker, die zu einer unpaaren Aufwölbung verschmelzen. Der Hypopharynx stellt dann anfangs einen konischen, länglichen Wulst dar, der basal durch eine Intersegmentalfurche gegen den caudalen Teil des Prämandibularsternits abgegrenzt ist, sonst aber keine Segmentgrenzen erkennen läßt. Einmal ließ sich jedoch bei einem Keimstreif auf dem hinteren Viertel der Hypopharynxanlage die, das 1. Maxillensegment vom Labialsegment trennende Furche ganz schwach wahrnehmen. Wenn sich die ersten Maxillen sowie ihr Sternit und kurz danach auch das Labium dorso-apicad schieben, wird die hintere Ansatzlinie des Hypopharynx mitgenommen. Das führt zu einer Zuspitzung und damit zur endgültigen Zungenform, was noch durch das Zusammenrücken der beiden Maxillenpaare verstärkt wird. Die zweiten Maxillen wandern dann mediad, verschmelzen miteinander und bilden so den ventralen Kopfabschluß (Abb. 15).

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Basis des Hypopharynx sicherlich auf den Mittelteil des Mandibelsternits zurückgeht, sein Hinterrand wahrscheinlich auf das Medianfeld des 1. Maxillensegmentes. Inwieweit auch noch das Sternit der 2. Maxille an seiner Bildung teilhat, habe ich nicht untersucht, wie überhaupt die Beobachtung der Hypopharynxentwicklung nicht zum Themenkreis dieser Arbeit gehört.

Bezüglich der Differenzierungen, die an den ersten und zweiten Maxillen während der Embryogenese auftreten, sei auf die Darstellung von Heymons (1895) verwiesen.

Das präorale Mesoderm

Die Untersuchung der Mesodermanordnung im Vorderkopf bereitet bei frühen Entwicklungsstadien einige Schwierigkeiten. Anfangs lassen sich nämlich Ectoderm- und Mesodermzellen im histologischen Bild nicht voneinander unterscheiden, auch nicht bei Anwendung von Färbemethoden, die die Zellgrenzen deutlicher hervortreten lassen.

Die Verteilung des Mesoderms in den ersten Stadien

Das 1. Stadium, bei dem eine einwandfreie Unterscheidung von Meso- und Ectoderm möglich ist, entspricht dem der Abb. 17. Stomodäaleinsenkung und Clypeolabralanlage sind nur schwach angedeutet, die Antennenanlagen heben sich jedoch

schon vom Kopflappen ab. Auf dieser Entwicklungsstufe findet sich im Vorderkopf, mit Ausnahme des Antennencöloms, nur einschichtiges Mesoderm, das jedoch nur im prämandibularen Bereich flächig die ganze Breite des Sternits einnimmt und später in 2 Teile auseinander weicht. Adstomodäal löst sich die Zellamelle in locker angeordnete Zellen auf. Vor der zukünftigen Stomodäaleinsenkung divergiert das Mesoderm in paarige, einschichtige Zellstränge, die sich an den Seitenrändern der angedeuteten Clypeolabralanlage nicht ganz bis zum oberen Rand des Kopflappens hinziehen. Die Kopflappenseitenteile sowie das Clypeolabralgebiet sind frei von Mesoderm. Zu dieser Zeit treten im Vorderkopf keine isolierten Mesodermanhäufungen auf, so daß eine Abgrenzung der einzelnen Segmente auf Grund der Mesodermanordnung nicht möglich ist. Im weiteren Entwicklungsverlauf (Abb. 18) verbreitern sich die präantennalen Mesodermstränge und verschmelzen mediad, so daß sie sowohl der ganzen Breite des Clypeolabralbereiches dicht anliegen als sich auch auf dem Stomodäumdach fortsetzen. Im Antennensegment finden sich adstomatal lose Mesodermzellen, die laterad im Bereich der Extremität in wohlausgebildete Cölomsäcke übergehen, welche sich bis in ihre Spitze hineinziehen (Abb. 11b). Das antennale Mesoderm geht ohne Unterbrechung über in eine einschichtige, breite Mesodermlamelle, an deren Hinterrand die Cölomhöhlen des Mandibelsegmentes liegen. Während sich das Clypeolabrum knopfförmig aufwölbt und sich über die Stomodäalöffnung schiebt, spaltet sich der präantennale Mesodermbereich in einen medianen Teil, der der Clypeolabralanlage und dem Dach des auswachsenden Stomodäums dicht anliegt, und in 2 laterale Anteile, die medio-apicad vom Antennencölom liegen (Abb. 19). Der mediane Teil wandert in die Oberlippenanlage hinein und spaltet sich hier, während sich das Labrum verlängert, in einen paarigen, soliden Zellstrang, in dem jedoch niemals Cölomhöhlen angelegt werden. Daraus geht die Muskulatur der Oberlippe hervor.

Das präantennale Cölom

Das Studium der Entwicklung der lateralen Abschnitte des präantennalen wie auch das des antennalen und des prämandibularen Mesoderms wird hier grundsätzlich bis zur histologischen Differenzierung durchgeführt. Bisher hatte man sich begnügt, die Ausbildung des Mesoderms im präantennalen Bereich meist nur bis zur Ausbildung von Cölombläschen zu verfolgen, deren weitere Umbildung unbekannt blieb.

Die Abbildungen 20a—d zeigen eine Folge von Querschnitten durch das präantennale Cölom. Der Cölomstrang liegt zu beiden Seiten der Clypeolabralbasis, zieht dann, sich mediad verbreiternd, nach hinten und läuft in eine lose Zellreihe aus, die jedoch keinerlei Verbindung mit dem Antennencölomsack besitzt. Es handelt sich hier also eindeutig nicht um ein Divertikel des Antennencöloms. 24 Std. später löst sich das zapfenförmige Cölom, wohl infolge der intensiven Ganglienentwicklung vom

Kopfectoderm ab (Abb. 21a); es behält aber stets Verbindung mit dem Teil des Oberlippenmesoderms (Abb. 21b), der dem Dach des sich dorso-anad verlängernden Stomodäums (= Oesophagus) aufliegt. Bei einem Keimstreif des Stadiums 5 setzt die histologische Differenzierung des inzwischen mesenchymatisch gewordenen Zellkomplexes ein: es gehen daraus paarige Muskelanlagen hervor, die an der Seitenwand des Oesophagus ansetzen und in dorso-lateraler Richtung in die sich bildende Kopfkapsel hineinziehen (Abb. 22). Bei einem etwas älteren Embryo (der Kopfschluß ist nahezu vollendet) sind in das strangförmige Plasma zahlreiche, längliche Myoblasten eingelagert (Abb. 23). Durch Rekonstruktionen ließ sich feststellen, daß dieser Muskelstrang am Vertex, in Höhe des Mandibelmuskelursprungs inseriert (Abb. 24).

Die Entwicklung des Antennencöloms

Als erstes wird im Vorderkopf das Antennencölom ausgebildet. Schon beim Stadium der Abb. 17 liegt das Mesoderm im Antennensegment mehrschichtig vor; jedoch bildet sich nur im Bereich der Antennenanlage ein typisches Cölomsäckchen aus, während im adstomatalen Bereich locker angeordnete Zellmassen auftreten. Während die Antenne auswächst, stülpt sich das dickwandige somatische Blatt mit ein, bleibt aber späterhin, während sich die Extremität weiter verlängert, an ihrer Basis zurück und löst sich hier zu einer mesenchymatischen Zellanhäufung auf (Abb. 25), aus der die Muskulatur der Basalglieder der Geißelantenne hervorgeht.

Währenddessen hat sich ein paariges dorsales Divertikel abgegliedert (Abb. 25), das sich im Stadium 3 zu beiden Seiten des Oesophagus bis in die Höhe der Clypeolabralbasis sackförmig nach vorn zieht. Beide Divertikel rücken dann mit ihrem apicalen Teil auf dem Dach des Oesophagus mediad zusammen. Das Lumen der beiden langgestreckten Divertikelabschnitte ist hier sehr eng, da dieser Teil des Oesophagus dem dorso-caudalen Bereich des Protocerebrums beinahe anliegt, wodurch die Antennen-Cölomdivertikel gewissermaßen eingezwängt werden. Im weiteren Verlauf verschmelzen die medianen Wände der beiden Divertikel miteinander (Abb. 26a) und bilden, bei einem nahezu schlüpfreichen Embryo, einen sich dorsad verengenden Tunnel aus (Abb. 26b und 26c). Dieser schließt sich erst hinter dem Gehirn, etwa in Höhe der Postoccipitalganglien zur röhrenförmigen Aorta cephalica (Abb. 26d). Die Seitenwände der Divertikel weichen laterad auseinander und schmiegen sich dem caudalen Bereich des Protocerebrums an (Abb. 26b).

Das Mesoderm des Prämandibularsternits

Bei einem 10 Tage alten Keimstreif setzt sich das adstomatale, locker angeordnete Mesoderm caudad in eine einschichtige Zellamelle fort, die unmittelbar von der Stomodäumdelle ab die ganze Breite des Sternits einnimmt. Da die Antennenknospe sich schon zu diesem Zeitpunkt mit ihrer Spitze auf das Prämandibular-

sternit legt, berührt das prämandibuläre Mesoderm sich dorsal mit dem ausgebildeten Cölom der Antenne. Auf Grund dieser jedoch nur kurzfristigen Mesodermanordnung läßt sich vermuten, daß die Grenze zwischen Antennenmetamer und Prämandibularsternit unmittelbar hinter der Stomodäumdelle verläuft. Das flächige Mesoderm teilt sich, während das Prämandibularsternit sich ständig verlängert, in 2 Platten. Zu Beginn der Pharynxbildung lockern sich die Zellen der Platten auf (Abb. 27). Im apicalen Teil des Sternits rollen sie sich von den Rändern her mediad ein, so daß hier über kurze Zeit eine Art Cölomhöhle erscheint. Diese tritt jedoch so unregelmäßig und in so verschiedener Ausbildung auf, daß ich sie lediglich als zufällige Erscheinung bezeichnen möchte. Wenn die mediane Rinne des Prämandibularsternits dorsad abgebogen wird, folgt ihnen das an ihren beiden Seiten angeheftete Mesoderm (Abb. 28). In dem nun entstandenen paarigen dicken Zellstrang, dessen Teile caudad divergieren, lockert sich das Chromatin einzelner Kerne des Zellverbandes auf; dadurch wird die Umbildung des prämandibularen Mesoderms in den Suboesophagealkörper eingeleitet. Dieser zeigt bei späteren Stadien das für dieses embryonale Organ typische histologische Bild (Abb. 29), mit den in einem stark färbbaren vakuolisierten Plasma eingebetteten großen Kernen.

Über die mannigfachen Anschauungen bezüglich der Funktion und Bedeutung des Suboesophagealkörpers sei auf die zusammenfassende Darstellung von Ibrahim (1958) hingewiesen.

Diskussion

Das präantennale Mesoderm

Bei Insekten

Eine paarige, präantennale Cölomhöhle, wie ich sie bei *Periplaneta* festgestellt habe, bildet Cholodkowski auf seiner Abb. 36 in der Arbeit über *Phyllodromia* (1891) ab, und Wiesmann (1926) erwähnt sie für *Carausius*. Solides Mesoderm im präantennalen Bereich sahen Tiegs und Murray (1938), Ullmann (1964) und Hirschler (1909) bei Käferembryonen. Dagegen konnten im Clypeolabrum lediglich Mesoderm nachweisen: Scholl (1965) bei *Carausius* in Gestalt einer paarigen Cölomhöhle, Woodland (1957) bei Thysanuren in Form eines paarigen, soliden Zellstranges. Das konnte ich auch bei *Periplaneta*, allerdings neben echten lateralen präantennalen Cölomsäckchen beobachten. Diese Befunde lassen sich z. T. leicht in Übereinstimmung bringen, da wohl bei höheren Insekten eine sehr starke Neigung besteht, die Zahl der Cölomhöhlen im Vorderkopf zu reduzieren. Merkwürdig ist aber, daß bei Thysanuren keine lateralen präantennalen Cölomsäcke gefunden wurden, vielleicht weil diese nur kurze Zeit existieren. Nach den Untersuchungsergebnissen der Autoren bilden sich vor den Antennen größere Ansammlungen von Mesoderm,

die zumindest bei einigen Insektengruppen eine klare Umgrenzung als morphologische Einheit, die eines Cölomsäckchens annehmen.

Aus der Tatsache, daß bei *Carausius* außer einer präantennalen Cölomhöhle noch ein Höhlenpaar im Clypeolabrum vorhanden ist, versucht Wiesmann zu folgern, daß vor dem Antennensegment 2 rudimentäre Kopfmetamere liegen. Dem präantennalen Segment möchte er als rudimentäre Extremitäten ein winziges Höckerpaar auf der Keimstreifoberfläche zuordnen. Scholl konnte dagegen nur im Clypeolabrum Cölomhöhlen feststellen, aber nicht außerdem einen, vor dem Antennencölom liegenden lateralen Cölomsack. Weiterhin liegt zumindest bei *Periplaneta* das deutlich abgegrenzte, präantennale Cölomsäckchen fast apical vom Mesoderm des Clypeolabrum, so kann das clypeolabrale Mesoderm nicht einem, vor dem präantennalen Segment liegenden rudimentären Metamer zugeschrieben werden. Über den Versuch, schwache Erhebungen auf dem Keimstreif als Extremitätenanlage zu deuten, erübrigt sich eine Diskussion.

Bei anderen Arthropoden

Die Abhandlungen von Tiegs über Symphylen und Pauropoden sowie die Untersuchungen an den Krebsen *Palaemonetes*, *Heterotanais* und *Gammarus* geben Auskunft über die histologische Differenzierung des vor den Antennen liegenden Mesoderms. Dieses befindet sich bei den genannten Gruppen hauptsächlich in der Anlage des Clypeolabrums bzw. der Oberlippe und bildet den vorderen Abschnitt der Kopfaorta sowie die Muskulatur des Vorderdarms aus. Bei *Periplaneta* hingegen entsteht aus dem Material der lateralen präantennalen Cölomhöhlen als auch aus dem in der Clypeolabralhöhle liegenden paarigen Mesodermstrang Vorderdarmmuskulatur. Die Kopfaorta wird ausschließlich vom Antennenmesoderm gebildet. Es ist zu vermuten, daß das stärker zurückgebildete Präantennenmesoderm der Insekten zu wenig Material dafür liefern kann. Sehr interessant ist die Tatsache, daß bei manchen Krebsen (*Nebalia*, *Gammarus*, *Palaemonetes*) das präantennale Mesoderm nicht von der hinteren Bildungszone geliefert, sondern vom Blastoderm des Kopflappens aus lokal nach innen abgegeben wird. Das beweist mit aller Klarheit, daß es keineswegs nur einen Ausläufer des Antennenmesoderms darstellt. Ullmann behauptet übrigens, bei *Tenebrio* die gleiche Anlage des präantennalen Mesoderms gesehen zu haben.

Das Antennencölom bei Insekten

Das Antennencölom ist bei Insekten meist einwandfrei nachgewiesen worden und bildet, wie bei *Periplaneta*, die Kopfaorta aus (*Calandra* Tiegs und Murray 1938, *Tenebrio* Ullmann 1964, *Tachycines* Ibrahim 1958, *Eutermes*, *Formica* Strindberg 1913).

Das prämandibulare Mesoderm bei Insekten

Wie schon der rudimentäre Charakter des Interkalarsegmentes erwarten läßt, findet man keine deutlich ausgebildeten prämandibularen Cölomhöhlen. Lediglich Ullmann beschreibt solche. Die in ihrer Arbeit auf Abb. 17 dargestellten Strukturen sind den mesodermalen Bildungen bei *Periplaneta* vergleichbar, die während der Pharynxentwicklung am apicalen Rand des Prämandibularsternits auftreten. Es handelt sich dabei um kugelige Zellanhäufungen, die manchmal Cölomhöhlen ähnlich sind; sie lassen jedoch kein deutliches Lumen erkennen. Da die bei *Periplaneta* daraus entstehenden Suboesophagealkörper bei verschiedenen Insektenordnungen beschrieben wurden, ist anzunehmen, daß sie auch dort aus gleichartigen Mesodermlamellen entstanden sind, denn prämandibulare Cölomhöhlen wurden bei diesen Ordnungen nicht gefunden.

Die Entwicklung der Ganglien im Vorderkopf unter besonderer Berücksichtigung des Protocerebrums

Eine Auflockerung des Epithels leitet die Ganglienentwicklung ein. Da gleichzeitig damit im Kopflappenbereich äußerlich sichtbare Furchen auftreten, scheinen beide Vorgänge miteinander gekoppelt zu sein. Bei einem Keimstreif des Stadiums 1, bei dem die Kopflappen vollständig differenziert und auch die höckerförmigen Antennen angelegt sind, läßt sich im Ectoderm eine Sonderung von Neuroblasten und Dermatoblasten wahrnehmen. Abb. 30a veranschaulicht die Neuroblastenverteilung im prä- und adstomatalen Gebiet: Zu beiden Seiten des Stomodäums breitet sich flächig die Anlage des Antennenganglions aus, welche sich apicad in das sich entwickelnde Protocerebrum fortsetzt. Die Frage, wo die Grenze zwischen den beiden Ganglien liegt, muß offenbleiben, da die beiden Teile des Oberschlundganglions zur gleichen Zeit angelegt werden, so daß von Anfang an keine neuroblastenfreie Zone im adstomatalen Bereich erkennbar ist.

Die Entstehung des Protocerebrums ist bei Insekten nur sehr unzureichend erforscht; deshalb habe ich bei *Periplaneta* das erste Auftreten und die Weiterentwicklung der einzelnen Lobi besonders eingehend untersucht. Hier entsteht das Protocerebrum aus 4 einzelnen Lobi, die jedoch nicht alle gleichzeitig angelegt werden. Auf Abb. 30a liegt ganz lateral Lobus 1, der Lobus opticus (die Lobi werden von außen nach innen gezählt). Er entsteht flächig aus den Seitenteilen des Kopflappens. An ihn grenzt medio-apicad Lobus 3, der, unmittelbar in Lobus 4 übergehend, zu beiden Seiten der Clypeolabralbasis liegt. Bedeutsam ist, daß Lobus 4 schon frühzeitig als einziger aus Neuroblastenanhäufungen hervorgeht, die in der Rinne an der Clypeolabralbasis invaginieren (Abb. 30b), während alle übrigen Teile des Oberschlundganglions durch Delamination entstehen. Weiterhin liegt er zu Seiten der Mediane, könnte also als Fortsetzung der Reihe der paarigen somatischen Ganglien, und zwar als Neuromer des präantennalen Segmentes, als Prosocerebrum, auf-

gefaßt werden, das sich ins Protocerebrum einfügt. Im weiteren Entwicklungsverlauf wölbt sich der Vorderkopf ventrad auf; gleichzeitig biegen sich die seitlichen Kopflappenteile dorso-mediad um. In die Umbiegungsstelle der Kopflappenfalte schmiegt sich Lobus 1, der sich von der Epidermis ablöst (Abb. 21b, 31). Nun erst entsteht Lobus 2 an der ventralen Kopfwand; er liegt somit ventrad von Lobus 1, ohne mit ihm Kontakt zu haben. Lobus 3, mit dem er auch nicht in Berührung steht, erstreckt sich zusammen mit Lobus 4 am Kopflappenrand mediad. Die flächige, mächtig entwickelte Deutocerebralanlage nimmt bei diesem Entwicklungsstadium den größten Teil der ventralen Wand des Protocephalons ein und geht, sich nach hinten verschmälernd, caudad in das entstehende prämandibulare Ganglion über. Die Entwicklung des Tritocerebrums setzt erst mit der Ausbildung des Pharynx ein, und zwar in der Weise eines typischen, somatischen Ganglions, indem auf dem Prämandibularsternit paarige Neuralwülste angelegt werden, aber meist nur im apicalen Abschnitt des sich ständig „verkürzenden" Interkalarsegmentes. Sie entsprechen den Aufwölbungen, wie sie bei der Pharynxbildung beschrieben wurden. Währenddessen verschwindet die mediane Kopflappeneinbuchtung, wo Lobus 3 und 4 angelegt wurden, wahrscheinlich dadurch, daß ihre Ränder mehr und mehr zusammenrücken und kontinuierlich nahtlos miteinander verschmelzen (vgl. Abb. 31 und 32a). Der so entstehende Vertex, der sich dorsad krümmt, zieht bei seiner Verschiebung die sich erst nach und nach von der Epidermis lösenden Lobi mit auf die zukünftige Kopfoberseite. Inzwischen hat auch die Bildung und Vermehrung von Ganglienzellen, genau in der von Baden (1937) beschriebenen Weise in vollem Umfang eingesetzt, wodurch sich die Lobi vergrößern und z. T. miteinander verschmelzen. Es war anfänglich schwierig, die Grenzen der Lobi auf den Schnittserien zu erkennen, da die rundlichen Ganglienzellen, besonders im adstomatalen Bereich, dicht neben den gleichgestalteten Mesodermzellen vorkommen und deshalb nicht ohne weiteres von diesen zu unterscheiden sind. Im Stadium 3 (Abb. 32a) wird Lobus 2 zwischen dem sich laterad und mediad verbreiternden Lobus 3 so sehr eingekeilt, daß er schließlich mit diesem und auch mit dem Lobus 1 verschmilzt, der sich zwischen ihn und den Dotter schiebt (Abb. 32b). Da Lobus 3 dann auch noch Lobus 4 dorsad überlagert, sind die Protocerebrallobi nicht mehr einzeln gegeneinander abzugrenzen. Auffällig ist, daß sich Lobus 4 weit, bis zum Stomodäumdach und bis zur Basis des Antennenganglions herabzieht, was wiederum als ein Hinweis darauf gedeutet werden könnte, daß er eine Fortsetzung der Reihe der somatischen Ganglien darstellt. Am dorso-caudalen Rande des Protocerebrums bleiben noch längere Zeit 2 rundliche Höcker sichtbar, die auf die verschmolzenen Lobi 3 und 4 zurückgehen (Abb. 33). Später verflachen diese Wülste mehr und mehr; lediglich die mediane Furche deutet dann noch die Hemisphären des Protocerebrums an.

Die Ausbildung des Neuropils und Neurilemms

Beide Prozesse setzen gleichzeitig ein, und zwar beginnend im Antennenganglion. Die Ganglienzellen geben in dem Ganglion, das sich, dicht dem Oesophagus anliegend, nach hinten zieht, zunächst interganglionäre Fortsätze ab. Dann wandern aus dem den Oesophagus umhüllenden Mesoderm, also einem Teil des Oberlippenmesoderms, Zellen mit tropfenförmigem Zelleib aus und legen sich mit ihrer Längsachse dem Neuropil an. Etwas später treten dann auch im Protocerebrum Faserverbindungen auf, wodurch die einzelnen Lobi innig miteinander verschmelzen. Als letztes entwickeln sich Brücke und Deutocerebral-Kommissur. Die Hüllzellen des Protocerebrums und vielleicht auch die Gliazellen entstammen wahrscheinlich auch dem oesophagealen Mesoderm, da man schon frühzeitig im prästomodäalen Kopfbereich vereinzelt Zellen beobachten kann, die denjenigen, die man im adstomatalen Gebiet findet, sehr ähnlich sind.

Die Entwicklung des Zentralkörpers

Diese interessiert besonders, weil umfangreiche Untersuchungen an Krebsen gezeigt haben, daß dieser Gehirnteil dort aus einem isoliert entstandenen, präantennalen Ganglion hervorgeht. Es erleichtert das Verständnis sehr, wenn die Darstellung des Zentralkörpers beim entwickelten Organ beginnt und dann zu früheren Stadien zurückgeht. Wie die Untersuchungen von Bretschneider (1914) gezeigt haben, liegt der Zentralkörper beim Adultus eingebettet in die Fasermasse des Protocerebrums, unmittelbar hinter der Brücke und etwas über den median zusammenstoßenden Balken. Seine mikroskopische Struktur und Lage stimmt sogar schon beim nahezu schlüpfreifen Embryo mit den Darstellungen von Bretschneider genau überein (Abb. 34). Geht man in der Entwicklung zurück und betrachtet einen Embryo, der kurz vor dem Rückenschluß steht, so ist unterhalb der Fasermasse der Brücke die des Zentralkörpers nur mehr undeutlich zu erkennen (Abb. 35). Bei einem jüngeren Keimstreif ist an Stelle der beiden Strukturen nur ein einheitlich querlaufendes Faserbündel zu erkennen, das die beiden Hemisphären miteinander verbindet. Bei noch jüngeren Stadien, bei denen noch kein Neuropil angelegt ist, sind keine genauen Aussagen mehr möglich. So ist man rückblickend lediglich auf Vermutungen angewiesen. Trotzdem ist es zumindest auf Grund der Lage wahrscheinlich, daß sich der Zentralkörper, die Brücke und wohl auch die Pars intercerebralis letztlich auf eine an das Protocerebrum angeschlossene Neuroblastenakkumulation unmittelbar über dem Stomodäumdach zurückführen lassen (Abb. 36). Ein Vergleich mit Abb. 32a zeigt, daß es sich dabei höchstwahrscheinlich um den caudalen Teil des Protocerebrallobus 4 handelt.

Diskussion der Entwicklung des Oberschlundganglions

a) Vergleich mit den embryologischen Befunden bei Insekten

Leider ist die Entwicklung des Gehirns der primitiven, apterygoten Insekten nur sehr unzureichend erforscht. Embryologische Untersuchungen der Ganglienausbildung im Kopf nach modernen Gesichtspunkten im Anschluß an die Beobachtungen von Scholl und Weygoldt und auch von Tiegs sind für diese Insektengruppe dringend erwünscht.

Vier, das Protocerebrum ausbildende Lobi wurden von Scholl bei Phasmiden, von Strindberg bei Isopteren und von mir bei *Periplaneta* gefunden. Auch bei der nahe verwandten *Phyllodromia* scheinen 4 Lobi angelegt zu werden; zumindest deuten die Abb. 68 und 69 bei Cholodkowski an, daß von Lobus 3 ein Neuroblasten enthaltender Zapfen mediad zieht. Striebel (1960) fand bei Termiten ebenfalls eine präantennale Ganglienanlage. Scholl führte seine Untersuchungen an *Carausius* im Anschluß an die Ergbnisse bei dem Tanaiden *Heterotanais* bis zur histologischen Differenzierung durch. Dabei ergab sich, daß der Zentralkörper auf den caudalen Teil des Protocerebrallobus 4 zurückgeht, was ich auch bei *Periplaneta* vermute. Bei Käfern scheint das Protocerebrum aus 3 Lobi hervorzugehen (Ullmann 1964, Tiegs und Murray 1938, Heider 1889).

Das Deutocerebrum von *Carausius* wird poststomatal angelegt, „wandert" dann nach vorn und tritt mit dem Protocerebrum in Verbindung. Ob der frühzeitige Anschluß des Antennenganglions an das Protocerebrum bei *Periplaneta* als abgeleitet gegenüber dem Vorgang der Cephalisation bei *Carausius* gelten soll, muß offenbleiben.

b) Vergleich mit Myriapoden

Bei Pauropoden, Symphylen (Tiegs 1947, 1940) und bei *Scolopender* (Heymons 1901) wird ein präantennales Ganglion angelegt, das als Prosocerebrum angesprochen werden kann. Der deutlich abgeschnürte Neuronenkomplex bei *Hanseniella* (s. dort Abb. 103) gleicht lagemäßig dem Protocerebrumanhängsel 4 bei *Periplaneta*, so daß beide Strukturen homolog sein dürften.

c) Vergleich mit Malacostraken

Wie Scholl (1963) und Weygoldt (1958, 1961) zeigen konnten, entwickelt sich zwischen den Anlagen der optischen Ganglien und dem 1. Antennenganglion ein selbständiges, präantennales Ganglion, das aber bald, zwischen den optischen Ganglien eingekeilt mit diesen zum Protocerebrum verschmilzt. Bei der Untersuchung dieses präantennalen Ganglions bis zur histologischen Differenzierung ergab sich, daß aus ihm der Zentralkörper, die Brücke, die Nebenlappen und -kommissur hervorgehen. Da sich bei *Carausius* und *Periplaneta* die beiden erstgenannten Struk-

turen auf den caudalen Teil des Lobus 4 zurückführen lassen, ist dieser vielleicht dem sog. Prosocerebrum der Krebse homolog.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in Gestalt des hintersten Teiles des 4. Protocerebrallobus bei *Periplaneta* (wie bei *Carausius*) zumindest ein rudimentäres, präantennales Ganglion existiert, das wahrscheinlich als Rest eines Präantennensegmentes aufgefaßt werden kann, von dem ja auch Cölomrudimente bekannt sind.

d) Vergleich mit den teratologischen Befunden bei *Tachycines*

Tachycines ist das einzige Insekt, dessen Kopfbildung auch entwicklungsphysiologisch untersucht wurde (Wada 1966). Die Analyse der bei den Operationen entstandenen Defekte bzw. Doppelbildungen am schlüpfreifen Embryo ergab, daß sich der Kopf aus 7 morphogenetischen Einheiten zusammensetzt, von denen jedoch nur die des Vorderkopfes hier interessieren:

1. Lobus opticus, Corpus pedunculatum und Zentralkörper bilden eine morphogenetische Einheit.
2. Frons, Clypeus, Labrum und Epipharynx bilden eine bilateral-symmetrische Clypeolabraleinheit.
3. Deutocerebrum und Antenne entstehen syngenetisch.
4. Juxtafrons und Tritocerebrum stellen die Prämandibular-Einheit dar.

Die bei *Periplaneta* beobachtete Gliederung des Vorderkopfes stimmt grundsätzlich mit den bei *Tachycines* gefundenen morphogenetischen Einheiten überein. Verständlicherweise war zwischen der Einheit des Protocerebrums und der Clypeolabraleinheit bei *Tachycines* keine präantennale Zone durch Läsionen nachweisbar, weil bei *Tachycines* und auch bei *Periplaneta* in diesem Bereich des Vorderkopfes nur Reste eines Segmentes vorhanden sind. Verständlich ist weiterhin, daß bei *Periplaneta* das ursprünglich poststomodäal angelegte Tritocerebrum während der Pharynxbildung in den Bereich der Juxtafrons gelangt; beide Ectodermderivate bilden auch hier eine morphogenetische Einheit wie bei *Tachycines*.

Das Superlingualsegment

Noch jetzt postulieren bedeutende französische Forscher, daß zwischen dem Interkalarsegment und dem Mandibelsegment ein Metamer eingeschoben sei, das Superlingualsegment, das Chaudonneret (1950) und Denis (1928) nachgewiesen haben wollen. Umfangreiche Untersuchungen an Collembolen, vor allem von Philiptschenko (1912) und Bruckmoser (1965) haben gezeigt, daß bei *Isotoma* und *Orchesella* ein Superlingualsegment nicht nachweisbar ist. Auch bei *Periplaneta* fand ich nicht die geringste Andeutung eines zwischen Tritocerebrum und Unterschlundganglion eingeschobenen Superlingualganglions, so daß damit wohl die Nichtexistenz eines Superlingualsegmentes nun ebenfalls bei pterygoten Insekten bewiesen sein dürfte.

Zusammenfassung

1. Bei *Periplaneta* wird ein anhangloses Prämandibularsternit nachgewiesen.

2. Das Stomodäum entsteht zwischen den Basen der zukünftigen Antennen.

3. Das Clypeolabrum ist unpaaren Ursprungs; es ist von Anfang an jederseits mit der Ventralseite des Kopfes verwachsen.

4. Das Stomodäum ist nicht identisch mit dem definitiven Mund, was bis jetzt lediglich durch Brueckmoser bei *Orchesella* nachgewiesen wurde, ganz im Gegensatz zur bisherigen Lehrmeinung. Die äußere Öffnung der Stomodäalgrube bildet vielmehr auch bei der adulten *Periplaneta* etwa die Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus. Der definitive Mund aber liegt an der distalen Öffnung des Pharynx, also hinter den Antennen. Der Pharnyx wurde dadurch gebildet, daß das Clypeolabrum die Stomodaalgrube und den medianen Teil des Prämandibularsternits überwachsen hat, wodurch seine innere (morphologisch hintere) Wand zum Dach des Pharynx, der mediane Teil des Prämandibularsternits hingegen zu dessen Boden wurde.

5. Im Gegensatz zur Meinung fast aller Autoren wandern die Antennen bei *Periplaneta* nicht vor den Mund, sondern verharren neben der Öffnung der Stomodäalgrube, die, wie schon gesagt, nicht mit dem definitiven Mund identisch ist.

6. An der Mandibel treten während der Embryogenese keine distalen Glieder auf.

7. Der Hypopharynx geht aus paarigen Höckern des Mandibelsternits hervor, die später miteinander verschmelzen. An seiner Bildung nimmt auch der mediane Teil des 1. Maxillensegmentes teil. Wie weit sich daran auch das Sternit des Labiums beteiligt, konnte nicht geklärt werden.

8. Vor dem Mandibelsegment tritt Mesoderm im prämandibularen, antennalen und präantennalen Teil des Keimstreifs auf. Cölomsäcke aber werden nur im Antennensegment und im präantennalen Kopfabschnitt gebildet.

9. Der paarige präantennale Mesodermstrang teilt sich. Sein medianer Teil wandert als massiver Mesodermblock in die Oberlippe ein und bildet deren Muskulatur aus. In den beiden lateralen Teilstücken dagegen treten kurzfristig Cölomhöhlen auf. Aus diesem paarigen präantennalen Cölom entwickelt sich Vorderdarmmuskulatur.

10. Aus dem dorsalen Divertikel des antennalen Cölomsäckchens entsteht die Wand der Kopfaorta.

11. Das Mesoderm des Prämandibularsegmentes bildet den Suboesophagealkörper aus.

12. Das Protocerebrum geht aus 4 Lobi hervor, die nacheinander angelegt werden. Gleichzeitig damit entsteht das Antennenganglion.

13. Der Zentralkörper entstammt wahrscheinlich dem caudalen Teil des Lobus 4. Die Vermutung liegt nahe, daß der Lobus 4 dem Prosocerebrum der Krebse homolog ist.

14. Ein Superlingualsegment bzw. die Anlage eines Superlingualganglions konnte nicht nachgewiesen werden.

Summary

1. The existence of a premandibular segment without appendages has been established.

2. The stomodaeum develops between the bases of the antennae buds.

3. The clypeo-labrum originates as an unpaired thickening. It then folds caudad over the stomodaeal pit and is attached at both sides of the pit.

4. The stomodaeum is not identical with the definitive mouth. This fact contradicts common opinion, with the unique exception of Bruckmoser's findings in *Orchesella*. Instead, the external opening of the stomodaeal pit forms the border line between the oesophagus and the pharynx in

adult *Periplaneta*, and the definitive mouth lies behind the antennae and the stomodaeal pit at the distal opening of the pharnynx. The pharynx is formed by the extension of the clypeolabrum over the stomodaeal pit and by the mid-section of the premandibular segment. The inner (morphological rear) wall of the clypeo-labrum fold forms the roof of the pharynx and the mid-section of the premandibular segment its floor.

5. Again contrary to almost universal opinion, the antennae do not migrate forward beyond the mouth. They remain beside the stomodaeal pit. The appearance of forward migration is created by the definitive mouth's arising secondarily behind the stomodaeal pit.

9. During embryonic development no distal limb buds appear on the mandible hillocks.

7. The hypopharynx develops from paired lobes on the mandibular segment which later fuse together, and from the mid-portion of the first maxillary segment. The extent to which the labial segment is also involved could not be determined.

8. Mesoderm appears in the premandibular, antennal, and preantennal portion of the embryo in front of the mandibular segment. Coelomic cavities develop only in the antennal segment and in the preantennal portion of the head.

9. The fused preantennal mesoderm separates. The median part mitgrates as a solid mesodermal block into the upper lip and forms its musculature. Transient coelomic cavities appear in the lateral portions. Parts of the musculature of the fore-gut develop out of these cavities.

10. The dorsal diverticulum of the antennal coelomic sacs gives rise to the walls of the cephalic aorta.

11. The suboesophageal body develops from the mesoderm of the premandibular segment.

12. The protocerebrum develops from four lobes which arise successively. The antennal ganglion appears at the same time as do the protocerebral lobes.

13. The central body probably develops from the caudal portion of the fourth lobe. The fourth lobe could well be homologous with the prosocerebrum of the Crustaceans.

14. No trace of a superlingual segment or ganglion could be found.

Literatur

Baden, V. (1937), Embryology of the nervous-system in the grashopper, *Melanoplus differentialis* (Acrididae; Orthoptera). J. Morph. **60**.

Beier, M. (1961), Blattoptera, in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, III. Abt.

Blunk, H. (1914), Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zum Imago. I. Z. wiss. Zool. **111**.

Bretschneider, F. (1914), Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jen. Zeitschr. Naturw. **52**.

Bruckmoser, P., (1965), Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembole *Orchesella villosa* L. Zool. Jb. Anat. **82**.

Butt, F. H. (1957), The Role of the Premandibular or Intercalary Segment in Head Segmentation of Insects and other Arthropods. Trans. Amer. Ent. Soc. **83**.

— (1960), Head Development in the Arthropods. Biol. Rev. **35**.

Chaudonneret, J. (1950), La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard). Ann. Sci. nat. (Zool.) **12**.

(1956), A propos de l'origine embryonnaire du crâne des insectes. Bull. Soc. ent. France **61**.

Cholodkowski, N. (1891), Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*. Mém. Acad. Impér. Sc. St-Petersburg (7), **38**.

Claypole, A. (1898), The oogenesis and embryology of *Anurida maritima*. J. Morph. **14**.

Deegener, P. (1900), Die Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. Z. wiss. Zool. **68**.

Denis, J. R. (1928), Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles suivies de considérations sur la morphologie de la tête des insectes. Arch. de Zool. exp. et gén. **68**.

Eidmann, H. (1925), Vergleichend-anatomische Studien über die Pharynxmuskulatur der Insekten. Zool. Anz. **62**.

Engelmann, F. (1957), Bau und Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.) und einige Beobachtungen über die Entwicklung. Biol. Zentralbl. **76**.

Fahlander, K. (1938), Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. Zool. Bidrag Uppsala **17**.

Goss, R. J. (1953), The advanced embryology of the book louse *Liposcelis divergens* Badonnel (Psocoptera; Liposcelidae). J. Morph. **92**

Gouin, J. (1962), Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. Embryologie. Fortschr. Zool. **14**.

Haas, H. (1955), Untersuchungen zur Segmentbildung an der Antenne von *Periplaneta americana* L. Roux' Arch. Entw. **147**.

Hagan, H. R. (1951), Embryology of the viviparous insects. New York.

Haget, A. (1953), Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le coléoptère *Leptinotarsa*. Bull. Fr. Belg. **87**.

Heider, K. (1889), Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena.

Heymons, R. (1892), Die Entwicklung der Cölomsäcke von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*. Verh. deutsch. Zool. Ges.

— (1895), Die Segmentierung des Insektenkörpers. Berlin.

— (1897b), Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Lepisma saccharina* L. Z. wiss. Zool. **62**.

— (1899), Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Acad. **74**.

— (1901), Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica **13**.

— (1905), Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. Verh. deutsch. Zool. Ges.

Hirschler, J. (1909), Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes*. Z. wiss. Zool. **92**.

Hoffmann, R. W. (1911), Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L.) Zool. Anz. **37**.

Holmgren, N. (1904), Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der Chironomuslarve. Z. wiss. Zool. **76**.

Ibrahim, M. M. (1958), Grundzüge der Organbildung im Embryo von *Tachycines* (Insecta, Saltatoria). Zool. Jb. Anat. **76**.

Ivanowa-Kasas, O. M. (1959), Die embryonale Entwicklung der Blattwespe *Potania capreae* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). Zool. Jb. Anat. **77**.

Kaestner, A. (1948, 1949, 1950), Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (Pedipalpi). Zool. Jb. Anat. **69**, **70**, **71**.

Kingsley, J. S. (1893), The Embryology of *Limulus*. J. Morph. **8**.

Klein, H. Z. (1933), Zur Biologie der amerikanischen Schabe (*Periplaneta americana* L.). Z. wiss. Zool. **144**.

Korschelt, E. (1912), Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis* L. Zool. Jb. Suppl. **15**, Bd. 2.

Krzanowski, A. (1952), The number of segments forming the head of the cockroach *Periplaneta orientalis* L. Bull. int. Acad. Cracovie.

Leuzinger, H., Wiesmann, R., und F. E. Lehmann (1926), Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. Jena.

Manton, S. M. (1933), On the Embryology of the Crustacean *Nebalia bipes*. Phil. Trans. Roy. Soc. (B) **223**.

(1964), Mandibular Mechanisms and the Evolution of Athropods. Phil. Trans. Roy. Soc. (B) **247**.

Miller, A. (1939), The egg and early development of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera). J. Morph. **64**.

Pawlowa, M. (1895), Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren. Zool. Anz. **18**.

Pross, A. (1966), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Araneae *Pardosa hortensis* (Thorell). Z. Morph. Ökol. **58**.

Riley, W. A. (1904), The embryological development of the skeleton of the head of *Blatta*. Amer. Nat. **38**.

Roonwal, M. L. (1939), On a new law of the bi-triangular medial concentration of the cephalic appendages in the Chilopoda and Ineecta. J. Morph. **64**.

Scharrer, B. C. J. (1939), The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*). J. comp. Neurol. **70**.

Scholl, G. (1963), Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedi* Kröyer). Zool. Jb. Anat. **80**.

— (1965), Die Kopfentwicklung von *Carausius morosus*. Verh. deutsch. Zool. Ges. **58**.

Schrader, K. (1938), Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum. Biol. Zentralbl. **58**.

Schröder, C. (1928), Handbuch der Entomologie I. Jena.

Seifert, G. (1960), Die Entwicklung von *Polyxenus lagurus* L. (Diplopoda, Pselaphognatha). Zool. Jb. Anat. **78**.

Siewing, R. (1963), Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz. **170**.

Smreczynski, S. (1932), Embryologische Untersuchungen über die Zusammensetzung des Kopfes von *Silpha obscura* L. (Coleopt.). Zool. Jb. Anat. **55**.

Snodgrass, R. E. (1928), Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages. Smiths. misc. Coll. **81**.

— (1960), Facts and Theories concerning the Insect Head. Smiths. misc. Coll. **142**.

Striebel, H. (1960), Zur Embryonalentwicklung der Termiten. Acta tropica (Basel) **17**.

Strindberg, H. (1913), Embryologische Studien an Insekten. Z. wiss. Zool. **106**.

Tiegs, O. W. (1940), The Embryology and the Affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. micr. Sci. **82**.

– (1947), The Development and Affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. micr. Sci. **88**.

— and Manton, S. M. (1958), The Evolution of the Arthropods. Biol. Rev. **33**.

& Murray, F. (1938), The Embryonic Development of *Calandra oryzae*. Quart. J. micr. Sci. N. S. **80**.

Ullmann, S. L. (1964), The Origin of the Mesoderm and the Formation of the Coelomic Sacs in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). Phil. Trans. Roy. Soc. (B) (747), **248**.

(1967), The Development of the Nervous System and other Ectodermal Derivates in *Tenebrio molitor* L. Insecta, Coleoptera). Phil. Trans. Roy. Soc. (B) (773), **252**.

Uzel H. (1897b), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Campodea staphylinus*. Zool. Anz. **20**.

Wada, S. (1966), Analyse der Kopf-Hals-Region von *Tachycines* (Saltatoria) in morphogenetischen Einheiten. I. Zool. Jb. Anat. **83**.

Weber, H. (1952), Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Artikulaten. Fortschr. Zool. **9**.

Weygoldt, P. (1958), Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.). Zool. Jb. Anat. **77**.

(1961), Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). Zool. Jb. Anat. **79**.

Wheeler, W. M. (1889), The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morph. **3**.

— (1893), A contribution to insect embryology. J. Morph. **8**.

Woodland, J. T. (1957), A contribution to our knowledge of lepismatid development. J. Morph. **101**.

Young, J. (1953), The Embryology of the Mouth-Parts of Anoplura. Microentomology **18**, 4.

Anschrift der Verfasserin: Ilsabe Rohrschneider, 8021 Baierbrunn, Kreuzwiesenstraße 11

Abbildungen

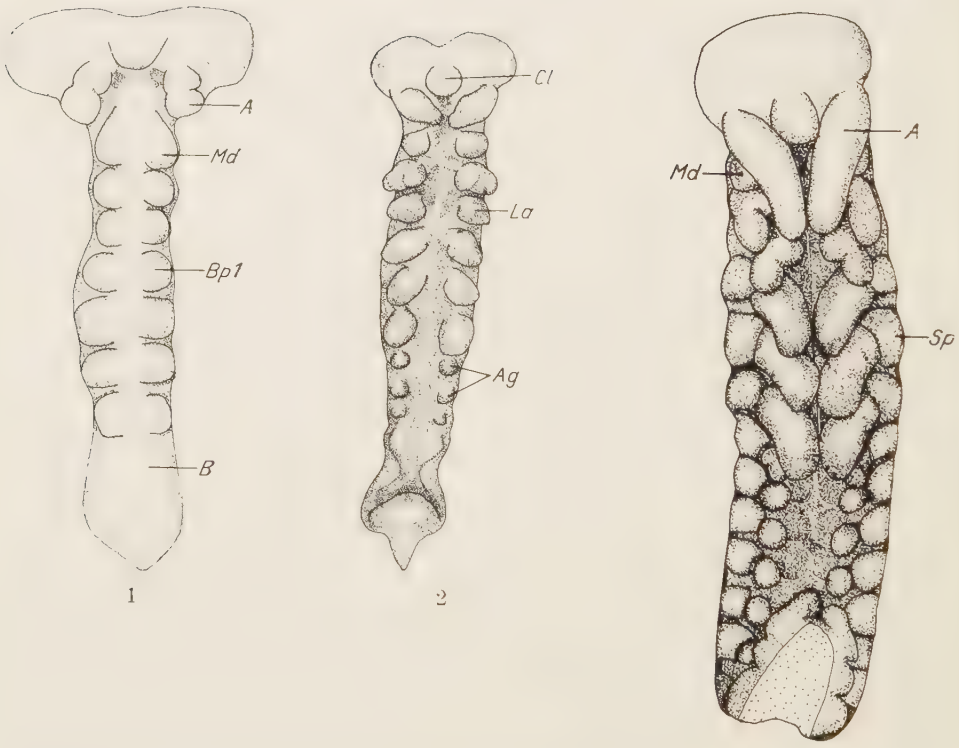


Abb. 1. *Periplaneta americana* L. Ventralansicht des Keimstreifs. Länge etwa 2 mm. A Antenne; B Bildungszone; Bp1 1. Beinpaar; Md Mandibel.

Abb. 2. Keimstreif Stadium 2. Ag Abdominalgliedmaßen; Cl Clypeolabrum; La Labium.

Abb. 3. Keimstreif Stadium 3. Das Hinterende ist ventrad umgebogen. A Antenne; Md Mandibel; Sp Seitenplatte.

Abb. 4. Keimstreif nach Entfernung des Amnions. Seitenansicht. A Antenne; Cl Clypeolabrum; La Labium; Pl Pleuropodium.

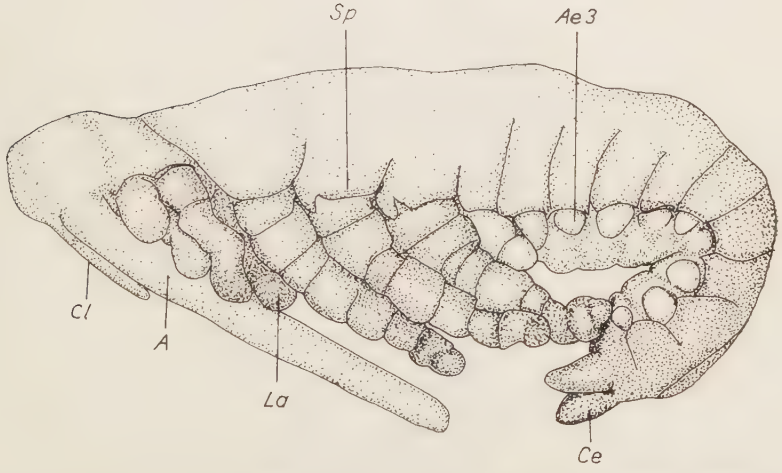
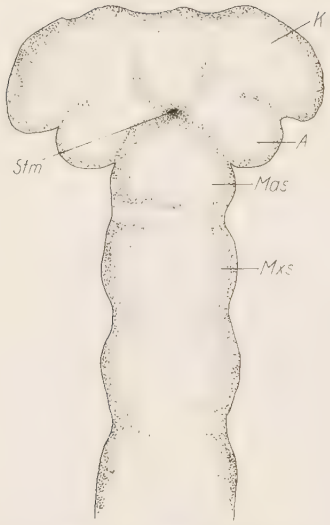
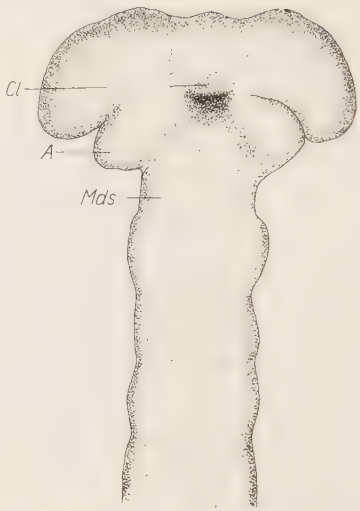


Abb. 5. Keimstreif Stadium 5; Seitenansicht. A Antenne; Ae 3 3. Abdominalextremität; Ce Cercus; Cl Clypeolabrum; La Labium; Sp Seitenplatte, dorsal mit den benachbarten verschmolzen.



6



7

Abb. 6. Keimstreifvorderende Stadium 1. Prämandibularsternit noch nicht angelegt. Breite des Kopflappens etwa 0,4 mm. A Antenne; Kl Kopflappen; Mds Mandibelsegment; Mxs Maxillensegment; Stm Stomodäalmulde.

Abb. 7. Älterer Keimstreif des Stadium 1. Die paarigen metameren Mesodermabschnitte des Gnathocephalons durch Punktierung umgrenzt. A Antenne; Cl Clypeolabrum; Mds Mandibelsegment.

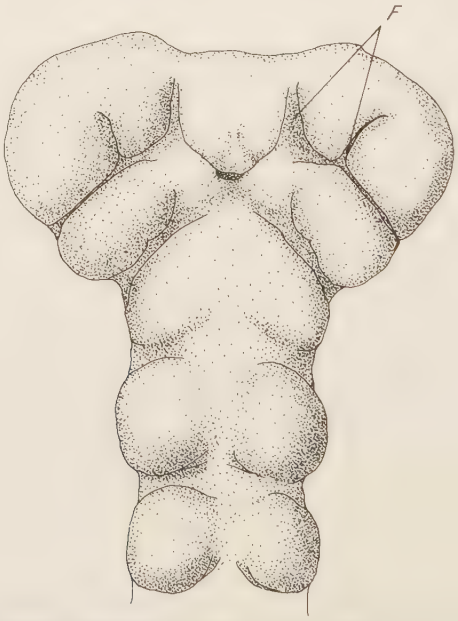


Abb. 8. Keimstreif am Ende des Stadiums 1. Auf dem Kopflappen treten Furchen (F) auf, die mit der Ganglienentwicklung in Zusammenhang stehen. Breite des Kopflappens etwa 0,4 mm.

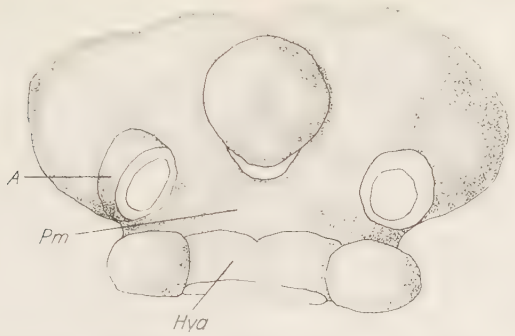


Abb. 9. Keimstreifvorderende Stadium 2; Ansicht schräg von hinten auf die vom rundlichen Clypeolabrum überdeckte Stomodäumöffnung. Antennen bis zu den Basen gekappt, um den apicalen Teil des Prämandibularsternits (Pm) sichtbar zu machen. A Antenne; Hya Hypopharynxanlage.

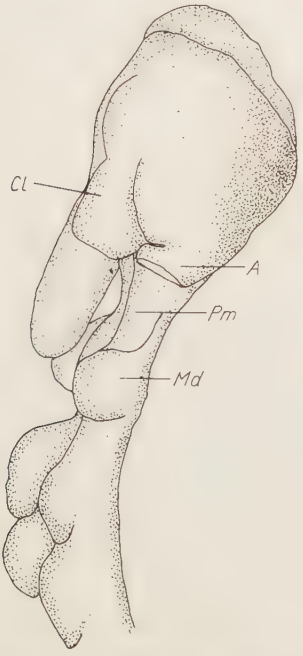


Abb. 10. Keimstreif Stadium 2. Seitenansicht. Linke Antenne (A) abpräpariert. Cl Clypeolabrum; Pm Prämandibularsternit; Md Mandibel.

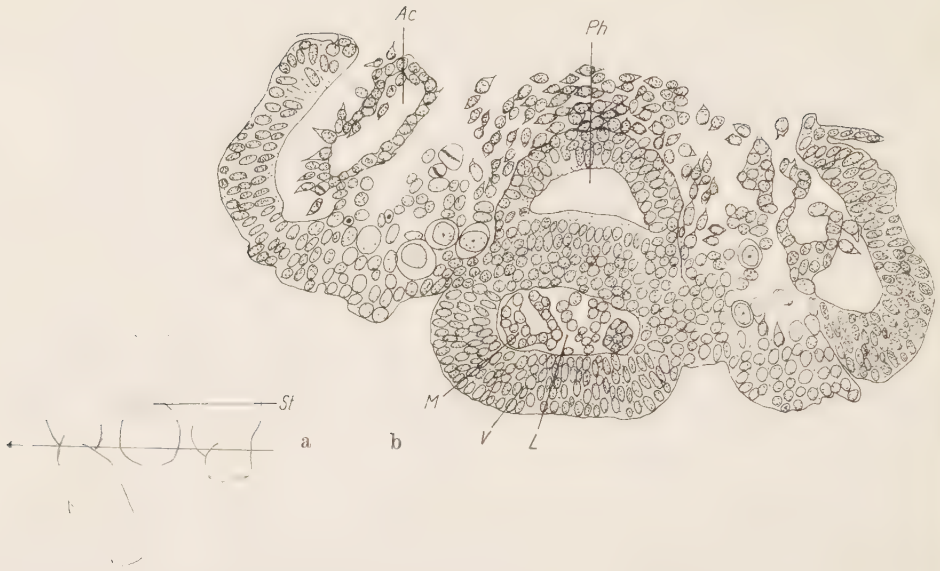


Abb. 11. Keimstreifvorderende im Stadium 3.

a) Aufsicht. Der Pfeil gibt die Höhe der Schnittführung des auf b) dargestellten Querschnittes an. Der Abstand zwischen der im Durchlicht sichtbaren Stomodäalöffnung (St) und dem Pfeil entspricht der ungefähren Länge des schon gebildeten Pharynxabschnittes. A Antenne.
b) Querschnitt, geführt durch die Verwachsungsstelle des Clypeolabrum mit dem Prämandibularsternit. Die Vorderwand des Clypeolabrum geht nahtlos in das angrenzende Gewebe über. Ac Antennencölom; L Lumen; M Mesoderm; Ph Pharynx; V Vorderwand.

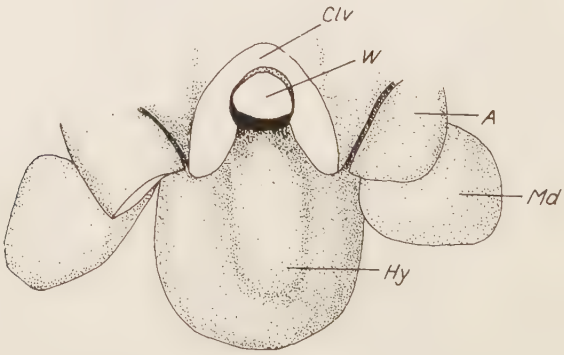


Abb. 12. Vorderende des Stadium 4. Pharynxeingang und Hypopharynx. Von dem Keim der Abb. 14 wurden die Antennen abgeschnitten und das Clypeolabrum durch einen apicad konvexen Schnitt nahe der Basis des Labrum abgetrennt. Der schlitzförmige, definitive Mund (schwarz angelegt) liegt an der Basis des zungenförmigen, flachen Hypopharynx. A Antenne; Clv Clypeolabralvorderwand; Hy Hypopharynx; Md Mandibel; W Medianwulst.

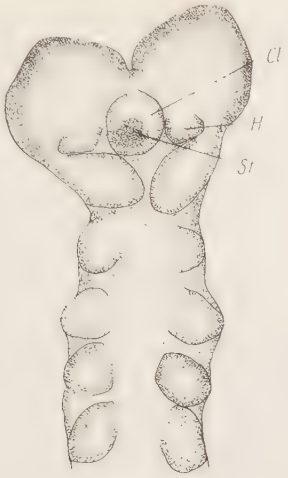


Abb. 13. Keimstreif des Stadiums 2. Ventralansicht. Die lateral des Clypeolabrum (Cl) liegenden Höcker (H) stehen in Zusammenhang mit der Entwicklung des Antennenganglions. Das Stomodäum (St) ist bei Durchlicht sichtbar. Breite des Kopflappens etwa 0,5 mm.

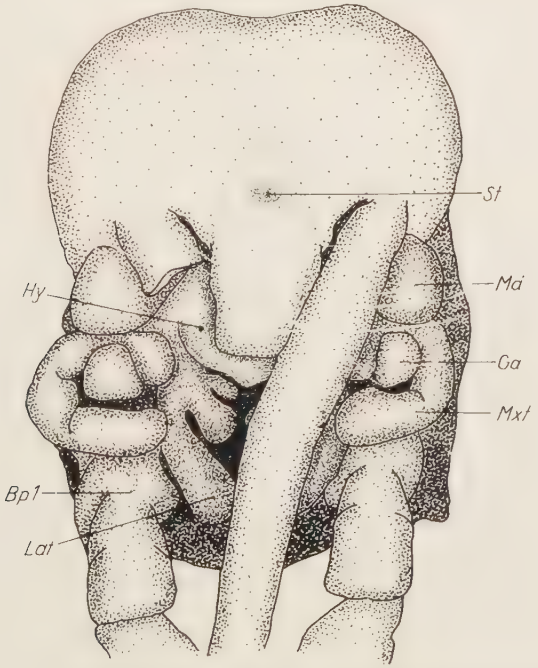


Abb. 14. Ventralansicht eines Keimstreifs des Stadiums 4. Seitenplatten weggelassen. Das Stomodäum (St) liegt an der Antennenbasis. Die rechte Antenne bis zur Basis gekappt. Bp1 1. Beinpaar; Ga Galea; Hy Hypopharynx; Lat Labialtaster; Md Mandibel; Mxt Maxillartaster.

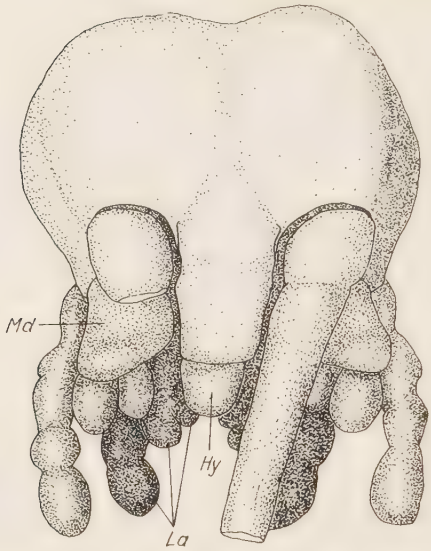


Abb. 15. Ansicht des Kopfes schräg von vorn. Stadium 5. Seitenplatten weggelassen. Hy Hypopharynx; La Labium; Md Mandibel.

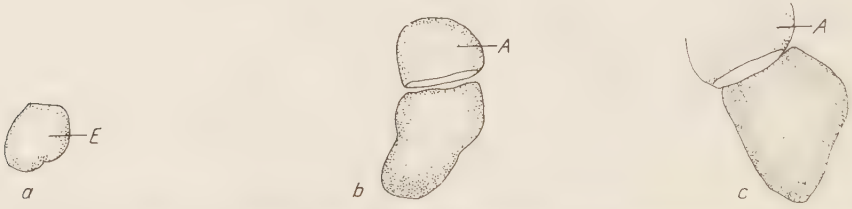


Abb. 16. Rechte Mandibel verschiedener Entwicklungsstadien. Ventralansicht. a) Stadium 3. E Enditenanlage. b) Stadium 4. Mandibel mit deutlich ausgeprägtem Enditen. Die davorliegende Antenne (A) ist bis zur Basis gekappt. c) Stadium der Abb. 15. Die Mandibel hat nahezu die definitive Form — es fehlen lediglich noch die Kauränder — und liegt unmittelbar an der Basis der gekappten Antenne (A).

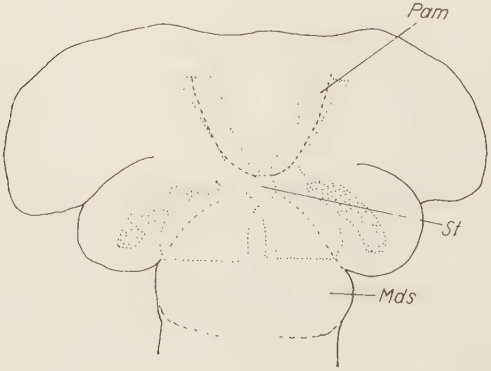
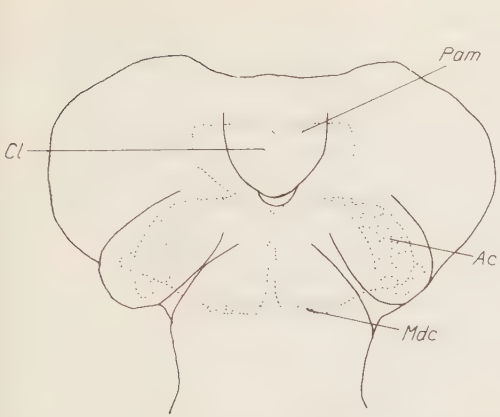
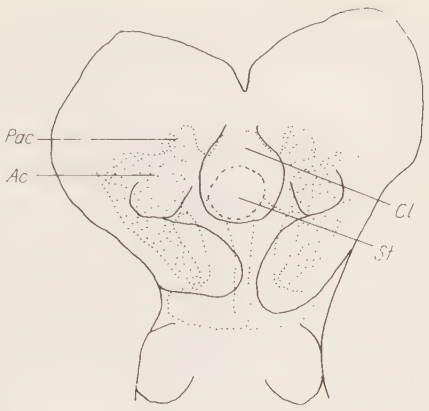


Abb. 17—19. Schemata der Anordnung des präoralen Mesoderms. Graphische Rekonstruktionen nach Querschnittserien, die mit Hilfe von Längsschnitten und Totalpräparaten kontrolliert worden sind.

Abb. 17. Frühes Stadium
1. Stomomodäumdelle (St) angedeutet.



18



19

Abb. 18. Spätes Stadium 1. Die Clypeolabralanlage (Cl) hebt sich vom Kopflappen ab.
Abb. 19. Stadium 2. Das Clypeolabrum (Cl) bedeckt die Stomodäalöffnung (St). Ac Antennencölom; Mdc Mandibelcölom; Mds Mandibelsegment; Pac Präantennencölom; Pam Präantennenmesoderm. Dicht punktiert: doppelschichtiges Mesoderm, locker punktiert: einschichtiges Mesoderm.

Abb. 20a—d. Folge von Querschnitten durch das Präantennencölom, vor den Antennen beginnend. Es wurde jeweils nur eine Hälfte des Schnittes gezeichnet. Stadium 2. Schnittdicke 6 µm. Ac Antennencölom; Clb Clypeolabralbasis; Lo 1, Lo 4, Protocerebrallobus 1 und 4; Olm Oberlippenmesoderm; Pac Präantennencölom; St Stomodäum; v ventral.

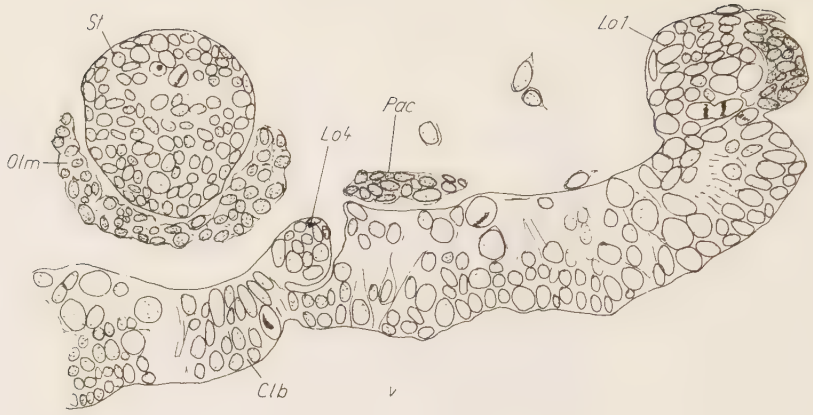


Abb. 20b

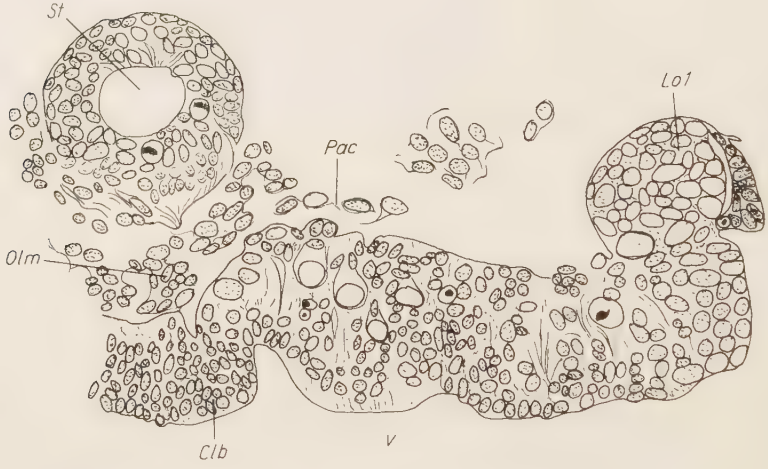


Abb. 20c

Abb. 20d

a

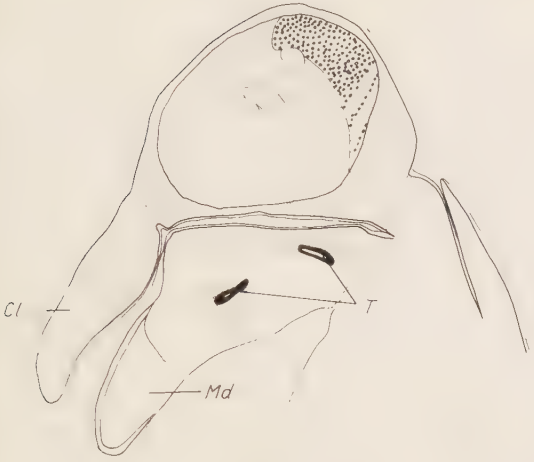
b

Abb. 21 a und b. Entsprechende Querschnitte durch das präantennale Cölom. Stadium 3. Schnittdicke 6 μm. Ac Antennencölom; Lo 1, Lo 2, Lo 3, Lo 4 Protocerebrallobi 1—4; Olm Oberlippenmesoderm; Pac Präantennencölom; St Stomodäum.

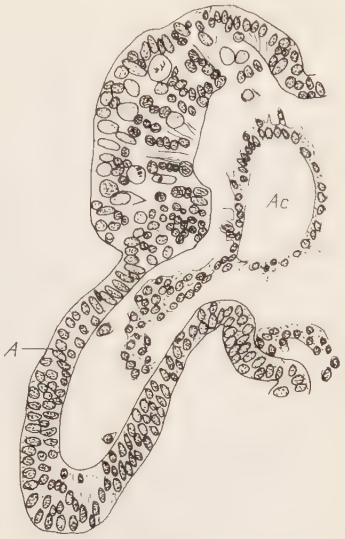
22

23

Abb. 22 und 23. Querschnitte durch die Anlage des aus dem Präantennencölom entstehenden Vorderdarmmuskels. Schnittdicke 7 μm. Abb. 22: Stadium 4. Abb. 23: Stadium 5. Ac Antennencölom; Aggl Antennenganglion; Clb Clypeolabralbasis; Fggl Frontalganglion; N. rec. Nervus recurrens; Pc Protocerebrum; St Stomodäum (tangential getroffen); Vm Anlage des Vorderdarmmuskels.



24



25

Abb. 24. Halbschematischer schräger Längsschnitt durch den Kopf. 1. Larvalstadium. Cl Cypeolabrum; Md Mandibel; T Tentorium. Weiß: Neuropilem; punktiert: Ganglienzellen; grob punktiert: Globuli; gestrichelt: Muskeln.

Abb. 25. Längsschnitt durch den Vorderkopf mit der Antennenbasis (A). Stadium 2. Ac Antennencölomdivertikel, das das Material für die Wand der Kopfaorta liefert.

26a

Abb. 26. Folge von Horizotalschnitten durch den vordersten Teil der Kopfaorta, von der Bauchseite aus beginnend. Schlüpfreifer Embryo. a) durch den vorderen Bereich des Protocerebrums; b) in Höhe der dorsalen Begrenzung des Protocerebrums; Vorderdarmmuskulatur gestrichelt; c) in Höhe des Oesophagus (Oe); d) in Höhe der Postoccipitalganglien (Pggl.). Ac Antennencölomdivertikel; Ao Aorta; N Neuropilem; N. rec. Nervus recurrens; Pe Perilemm?

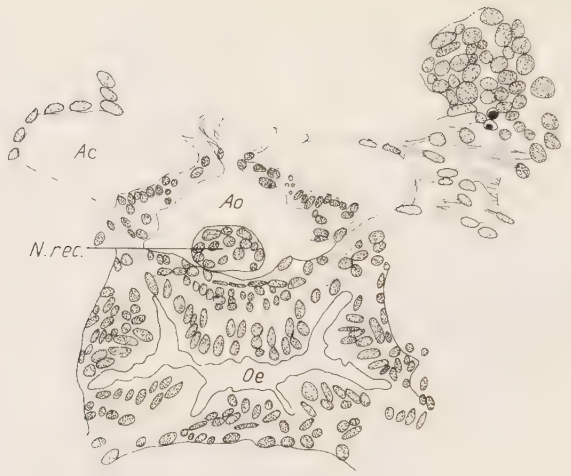


Abb. 26b

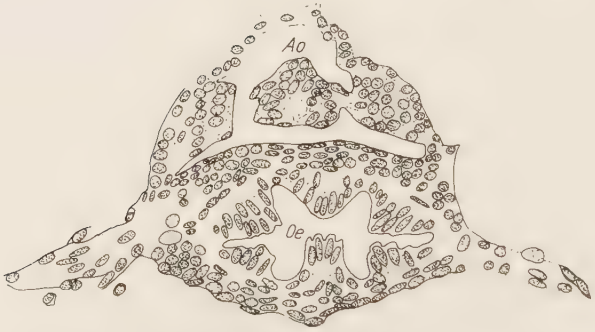


Abb. 26c

Abb. 26d

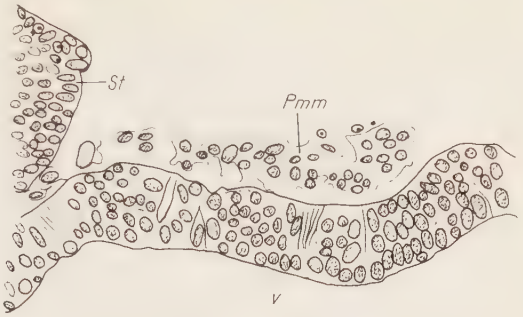


Abb. 27. Längsschnitt durch das Prämandibularsternit. Stadium 1. Pmm prämandibulares Mesoderm; St Stomodäum (angeschnitten).

Abb. 28. Längsschnitt durch den Vorderkopf. Stadium 2. Cl Clypeolabrum; Mdggl Mandibelganglion; Pc Protocerebrum; Pmst Prämandibularsternit; Sk Suboesophagealkörper; St Stomodäum (angeschnitten); v ventral.

Abb. 29. Längsschnitt durch den Vorderkopf. Stadium 3. Ac Antennencölom; Cl Clypeolabrum; Mdggl Mandibelganglion; Sk Suboesophagealkörper; v ventral.

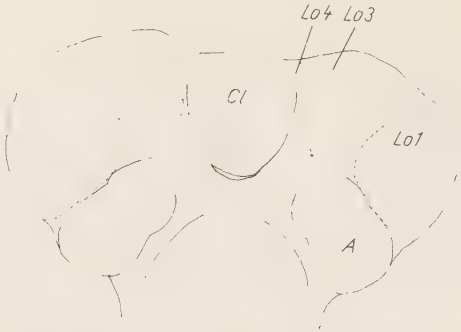


Abb. 30a. Schema der Areale der Neuroblasten (punktiert umrandet). Graphische Rekonstruktionen nach Querschnittserien, die mit Hilfe von Längsschnitten und Totalpräparaten kontrolliert worden sind. Stadium 1. Clypeolabrum (Cl) und Antennen (A) umrandet, sonstige Furchen auf dem Kopflappen gestrichelt. Lo 1, Lo 3, Lo 4 Protocerebrallobi 1, 3 und 4.

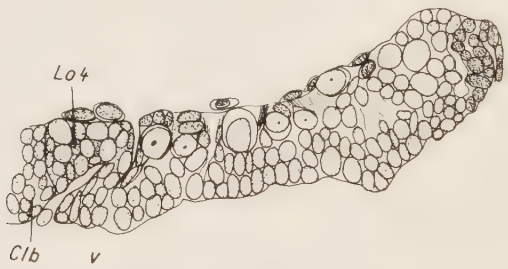


Abb. 30b. Querschnitt in Höhe der Clypelabralbasis (Clb). Stadium 1. Lo 4 Protocerebrallobus 4; v ventral.

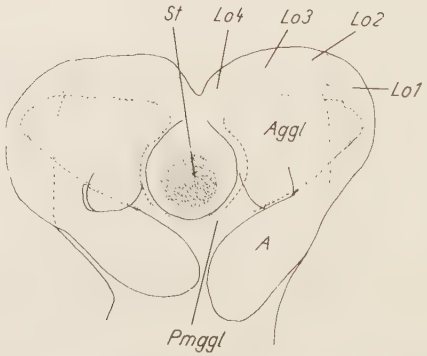
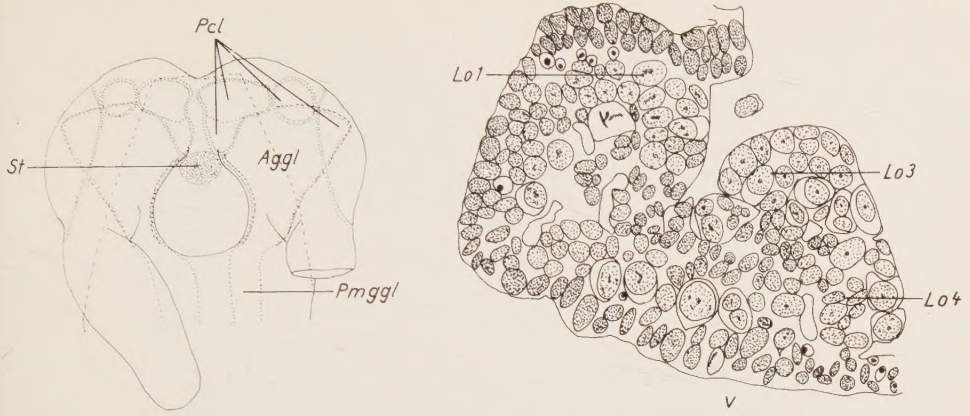


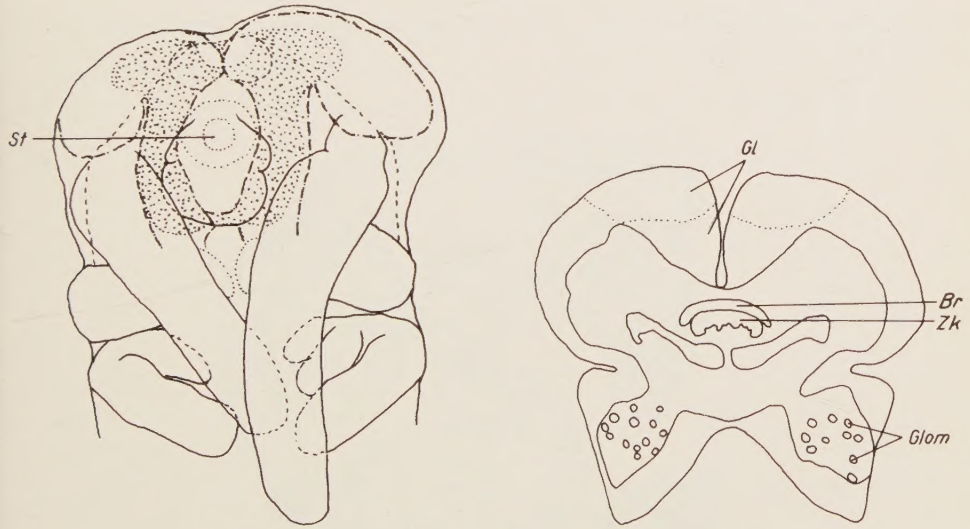
Abb. 31. Schema der Ganglienanlagen, graphische Rekonstruktion, vgl. Abb. 30a. Stadium 2. Einfach punktiert: Protocerebrallobi 1—4 und Prämandibularganglion (Pmggl); doppelt umrandet: Antennenganglion (Aggl); dicht punktiert: Stomodäum (St); gestrichelt: Grenze der dorsad umgebogenen lateralen Kopflappenteile. A Antenne.



a b

Abb. 32a. Schema der Ganglienanlagen, vgl. Abb. 31. Stadium 3. Einfach punktiert: Prämandibularganglion (Pmggl); doppelt umrandet: Protocerebrallobi (Pcl) und Antennenganglion (Aggl); gestrichelt: Umgrenzung der nach rückwärts gebogenen Kopflappenteile; dicht punktiert: Stomodäum (St).

Abb. 32b. Die Hälfte eines Querschnitts durch die Clypeolabralbasis. Stadium 3. Lo 1, Lo 3, Lo 4 Protocerebrallobi 1, 3, 4; v ventral.



33 34

Abb. 33. Schema der Ganglienverteilung, graphische Rekonstruktion, vgl. 30a. Stadium 4. .-.-.-: äußere Begrenzung des Oberschlundganglions; dicht punktiert: Neuropilem; einfach punktiert: Stomodäum (St).

Abb. 34. Halbschematischer Horizontalschnitt durch das Oberschlundganglion. Nahezu schlüpfreifer Embryo. Br Brücke; Gl Globuli; Glom Glomeruli; Zk Zentralkörper.

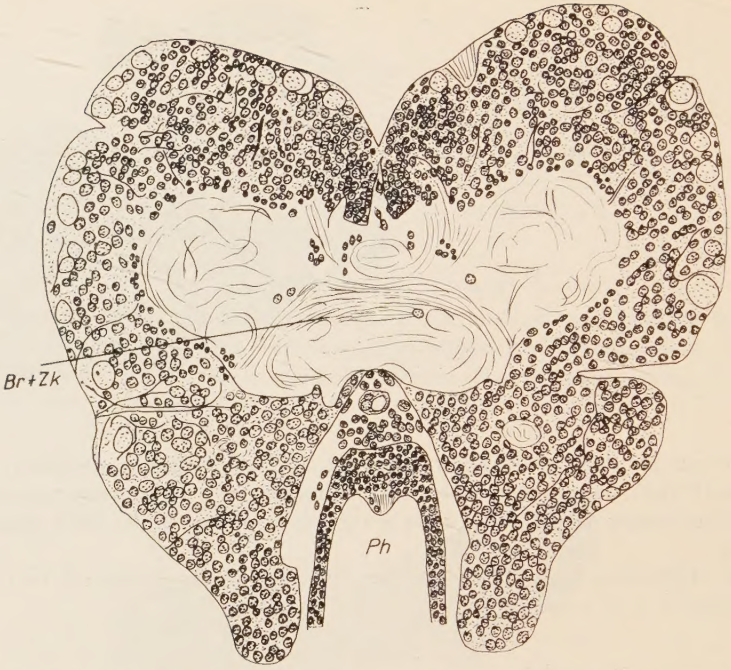


Abb. 35. Horizontalschnitt durch das Oberschlundganglion eines etwas jüngeren Stadiums als das der Abb. 34. Ph Pharynx.

Abb. 36. Hälfte eines Horizontalschnittes durch den Lobus 4. Stadium 3. vo vorn.

Lebenslauf

Ich, Ilsabe Rohrschneider, wurde als Tochter des Augenarztes Prof. Dr. med. Wilhelm Rohrschneider und seiner Ehefrau Ursula, geb. Heffter, am 10. 2. 1940 in Königsberg/Pr. geboren. Von 1946 bis 1950 besuchte ich die Volksschule in Weimar und Münster. 1960 machte ich das Abitur und begann im Wintersemester 1960/61 mit dem Studium der Biologie an der hiesigen Universität. Von den 12 Studiensemestern verbrachte ich zwei an der Universität Münster und eines in Rennes (Frankreich), wo ich, da ich neben den Naturwissenschaften auch 5 Semester Französisch studierte, französische Vorlesungen besuchte. Im Dezember 1965 begann ich bei Prof. Dr. A. Kaestner mit der vorliegenden Arbeit.

Vorlesungen hörte ich bei den Professoren Autrum, Brauner, Dehm, v. Dehn, Engelhardt, Faessler, Fischer, Fritz, Hellmich, Huisgen, Kaestner, Kahmann, Kaudewitz, Kramer, Merxmüller, Renner, Rensch, Saller, Schneider.